

**Die Kleinzikaden *Empoasca decipiens* Paoli und
Eupteryx atropunctata Goetze (Homoptera,
Auchenorrhyncha) auf Ackerbohnen (*Vicia faba* L.)**

Anatomische und physiologische Untersuchungen

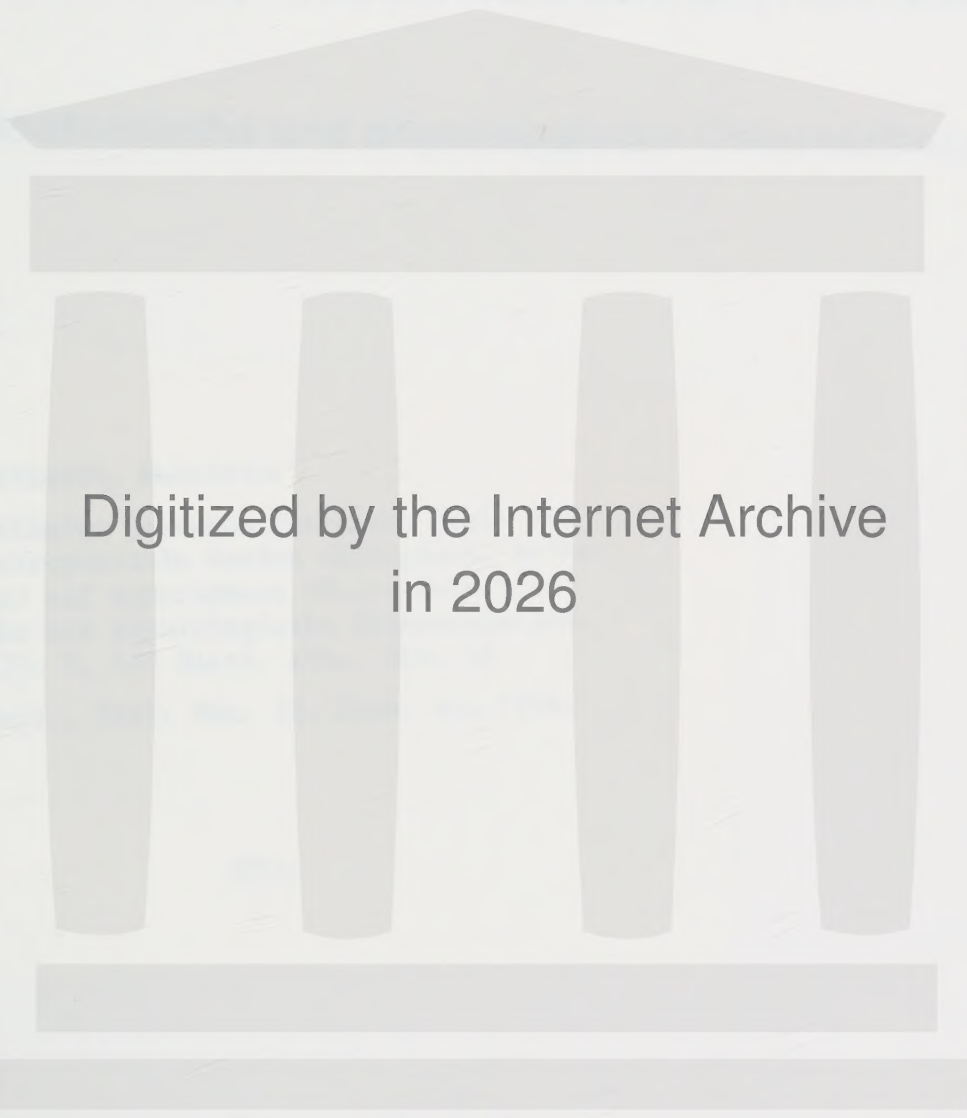
INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde vorgelegt der

Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich
von
Madeleine Koblet-Günthardt von Winterthur ZH

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. H. Wanner

1976



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41507208_0046

**Die Kleinzikaden *Empoasca decipiens* Paoli und
Eupteryx atropunctata Goetze (Homoptera,
Auchenorrhyncha) auf Ackerbohnen (*Vicia faba* L.)**

Anatomische und physiologische Untersuchungen

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde vorgelegt der

Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich
von
Madeleine Koblet-Günthardt von Winterthur ZH

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. H. Wanner

Zürich 1975

Die Kleinkinder Empressa decipiens Paoli und
Euphryx atropunctata Goetze (Homoptera,
Auchenorrhyncha) auf Ackerbohnen (Vicia faba L.)

Anatomische und physiologische Untersuchungen

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde vorgelegt der

Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich

von

Madeline Kober-Günther



Begeleitet von Herrn Prof. Dr. H. Wiedemann

Zürich 1975

Meinen Eltern und Ruedi
gewidmet

Inhaltsverzeichnis

	Seite
I Einleitung	1
II Material und Methoden	2
1. Vicia faba	2
2. Empoasca decipiens und Eupteryx atropunctata	2
2.1. Stellung im System	3
2.2. Zucht	3
2.3. Käfige	3
3. Mikrotechnik	7
3.1. Paraffinschnitte und Färbungen	7
3.2. Gefrierschnitte	8
3.3. Epidermisabzüge	8
4. Photos und Zeichnungen	8
5. Bestimmung des Chlorophyllgehaltes	8
6. Auftrennung der Farbstoffe	9
6.1. Dünnschichtchromatographisch	9
6.2. Papierchromatographisch	9
7. Atmungsmessung	9
8. Zuckerbestimmung	11
9. Aminosäureanalysen	12
III Ergebnisse der Experimente und Diskussionen	13
1. Empoasca decipiens und Eupteryx atropunctata als Pflanzensauger	13
1.1. Natürliches Vorkommen	13
1.1.1. Empoasca decipiens	13
1.1.2. Eupteryx atropunctata	14
1.2. Entwicklung	14

	Seite
1.3. Unterschiede im Schadbild und Verhalten	15
1.3.1. <i>Empoasca decipiens</i>	15
1.3.2. <i>Eupteryx atropunctata</i>	18
1.4. Einstichmechanismus und Nahrungsaufnahme	19
1.4.1. Das Saugen	19
1.4.2. Anatomie der Mundwerkzeuge	20
1.4.3. Das Einstechen	22
1.5. Querschnitte befallener Blätter	26
1.6. Eindringen der Stechborsten durch die Epidermis	31
1.7. Der Speichel	33
1.7.1. Literaturüberblick zum Speichel bei Hemipteren	33
1.7.2. Die Zusammensetzung des Speichels	36
1.7.3. Der Speichel von <i>Empoasca decipiens</i> und <i>Eupteryx atropunctata</i>	38
1.7.4. Vergleiche zwischen verschiedenen Kleinzikaden und Blattläusen	40
1.8. Einstiche von <i>Empoasca decipiens</i> im Stengel bei zunehmender Versuchsdauer	44
1.8.1. Der unbefallene Stengel	44
1.8.2. Erste Spuren von Einstichen	44
1.8.3. Versuchsdauer von 6 und mehr Tagen	51
1.9. Veränderungen des pflanzlichen Gewebes im Laufe der Saugzeit	54
1.10. Wirtspflanzenwahl der Insekten und Abwehrmechanismen der Pflanzen	61
1.10.1. Auffinden der Pflanzen	61
1.10.2. Wahl nach dem Geschmack	62
1.10.3. Wirtspflanzenwahl der Zikaden	65
1.11. Schädigung der Pflanze durch Insekteneier	66
1.12. Koevolution von Pflanzen und Insekten	69

	Seite
2. Physiologische Untersuchungen	71
2.1. Einfluss der Zikaden auf den Chlorophyllgehalt der Blätter	71
2.1.1. Einleitung	71
2.1.2. Experimentelle Ergebnisse	72
2.1.3. Streuungen	73
2.1.4. Berechnung des Schadens an den Ackerbohnenblättern durch den Befall von <i>Empoasca decipiens</i>	77
2.2. Kalorienverbrauch der beiden Zikadenarten und Verluste der Pflanze	79
2.2.1. Kalorienbedarf von der Atmung her betrachtet	79
2.2.2. Kalorienbedarf von der Exkretion her betrachtet	81
2.2.3. Vergleiche mit den Energieberechnungen für <i>Cicadella viridis</i> , <i>Eucallipterus tiliæ</i> und <i>Megoura viciae</i>	86
2.3. Farbe der Zikaden und ihres Kotes	89
2.3.1. Einleitung	89
2.3.2. Ergebnisse der Chromatographie	90
2.3.3. Interpretation	92
2.4. Zucker in den Blättern und im Kot	94
2.4.1. Gesamtzuckergehalt	94
2.4.2. Zuckeranalyse	95
2.4.3. Diskussion	95
2.5. Aminosäureanalysen von Kot und Blättern	96
2.5.1. Einleitung	96
2.5.2. Ergebnisse der Analysen und Diskussion	98
2.6. Vergleiche mit den Ausscheidungen anderer Homopteren	104
2.6.1. Aminosäuren im Kot	104
2.6.2. Kohlehydrate im Kot	105
IV Schlussbetrachtungen	109
V Zusammenfassung / Summary	110 / 11
VI Literaturverzeichnis	116

I. Einleitung

Unter den Zikaden sind die Singzikaden der südlichen Länder am bekanntesten. Ihr Körper kann bis 7 cm lang sein und ihr Zirpen ist weithin hörbar. Die Kleinzikaden von weniger als 1 cm Länge ziehen die Aufmerksamkeit kaum auf sich. Man findet sie an vielen Pflanzenarten. Sie fliegen oder hüpfen jedoch bei der kleinsten Störung weg, und der Gesang der Männchen kann nur mit leistungsvollen Verstärkern für das menschliche Ohr hörbar gemacht werden.

Von den mehreren hundert Kleinzikadenarten in der Schweiz, jede auf eine oder verschiedene Wirtspflanzen beschränkt, sind noch längst nicht alle beschrieben. Während Entomologen die Vielfalt der Kleinzikadenarten zu ordnen versuchen und sich Agronomen mit den Schäden an Kulturen (z.B. an Reben und Reis) befassen, haben erst wenige Autoren das faszinierende Gebiet der Beziehungen zwischen den Zikaden und ihren Wirtspflanzen untersucht. Meistens dienten Vertreter der grösseren Cicadina als Versuchstiere, oder es wurden geschädigte Pflanzen allein untersucht, so dass uns die Literatur eine Palette von Einzelergebnissen zeigt.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist eine möglichst umfassende Darstellung über das Verhalten der beiden ausgewählten Kleinzikaden und *Vicia faba* als Wirtspflanze. Die folgenden Kapitel versuchen die Nahrungsaufnahme anatomisch-histologisch zu beleuchten: Das Einstechen, die Speichelabgabe der Tiere, die mikroskopisch sichtbare Schädigung der Pflanze und deren Reaktionen. Die der Pflanze entzogene Energie wird mit der vom Insekt verbrauchten verglichen. Weitere Kapitel gelten dem Nährstoffhaushalt der beiden Zikaden. Wichtig scheint mir, die eigenen Ergebnisse jeweils in Beziehung zu früher geschriebenen, sich teils widersprechenden Arbeiten zu setzen und die häufigen Verallgemeinerungen im Vergleich mit anderen Pflanzensaugern zu klären.

Von unseren beiden gewählten Kleinzikaden ist *Eupteryx atropunctata* hauptsächlich an Kartoffel-, *Empoasca decipiens* an Ackerbohnenpflanzen anzutreffen. Die Ackerbohne wurde als gemeinsame Wirtspflanze für die Untersuchungen verwendet.

Vicia faba hat im 20. Jahrhundert in der Schweiz die grosse Konkurrenz von Gartenbohnen, Kartoffeln und Mais erhalten. Im Gegensatz zur Sojabohne mit 38 % Proteinen hat die Ackerbohne nur deren 24-35 %. Durch geeignete Züchtung könnte sie aber bei der heutigen Ernährungslage weltweit wieder an Bedeutung gewinnen, denn sie ist klimatisch anspruchsloser, mit wenig Arbeitsaufwand kultivierbar und fixiert mit ihren Wurzelknöllchen als Leguminose den für die Bodenfruchtbarkeit so wichtigen Stickstoff (Keller 1974).

Die Nahrungsaufnahme der Pflanzensauger und die Wechselwirkungen zwischen Wirtspflanze und Insekt sind nicht nur für die Pflanzenzüchtung und Schädlingskontrolle wichtig, sondern verdienen auch als Beispiel einer spezialisierten Anpassung eines Insektes an seine Nahrungsquelle grosse Beachtung.

II. Material und Methoden

1. *Vicia faba*

Als Versuchspflanzen dienten 14 Tage alte Ackerbohnen (*Vicia faba* L.) der Sorten "Ackerperle" und "Windsor, weisse". Keimlinge konnten jederzeit aufgezogen werden. *Vicia faba* ist völlig kahl, ihre Stengel sind meist einzeln, aufrecht, unverzweigt, bis 1 cm dick, fleischig, vierkantig und hohl, die saftiggrünen Blätter werden beim Trocknen schwarz. *Vicia faba* erträgt grosse Feuchtigkeit und wird bis 3500 m ü.M. (Peru) angebaut. Heute pflanzt man Ackerbohnen vorwiegend als Viehfutter. *Vicia f.* ist eine der ältesten Kulturpflanzen, bei uns bekannt seit der Frühbronzezeit und bis zum Jahre 1800 ein Hauptnahrungsmittel, so dass unsicher ist, ob noch Wildformen existieren, oder ob diese verwilderte Kulturpflanzen sind (Hegi 1906). *Vicia f.* ist zugleich Wirtspflanze von *E. decipiens* und *E. atropunctata*, aber auch verschiedene Blattlausarten, Rüsselkäfer, Eulenraupen, Fliegenlarven sowie Bohnenrost entwickeln sich gut darauf. Als Wirtspflanzen von *E. atropunctata* dienten ausserdem *Dahlia variabilis* (Coltness-Hybriden-Mischung) und Sellerie (*Apium graveolens*). Alle Pflanzen wurden im Gewächshaus gehalten mit zusätzlicher Fluoreszenzlampenbeleuchtung in der Kurztagzeit.

2. *Empoasca decipiens* und *Eupteryx atropunctata*

2.1. Stellung im System

Die Kleinzikaden gehören im System der Insekten zur Überordnung Hemipteroidea (Schnabelkerfe) und sind mit den Blattläusen, Blattflöhen, weissen Fliegen und Schildläusen in der Ordnung Homoptera (Pflanzensauger) zusammengefasst. In der Unterordnung Auchenorrhyncha (Cicadina) sind unsere beiden Kleinzikadenarten der Familie Typhlocybinae zuzuordnen (Ribaud 1936).

2.2. Zucht

Die Bestimmung der Typhlocybinæ anhand von Genitalpräparaten ist sehr schwierig. Ich konnte Imagines, Nachkommen eines einzelnen Weibchens, aus den reinen Zuchten von H. Günthart übernehmen (Günthart 1971). Konstante Umweltbedingungen, wie sie eine Klimakabine gewährleistet, sind die beste Voraussetzung für eine gut gelingende Zucht. Meine Tiere wurden jedoch auf Topfpflanzen im Gewächshaus gehalten. Zellophansäcke verhinderten das Wegfliegen, schützten gleichzeitig vor Fremdinfectionen und waren luft- und wasserdampfdurchlässig. Trotz der Beleuchtung mit Fluoreszenzlampen trat im Winter eine langsamere Entwicklung der Zikaden ein.

Beim jeweiligen Uebertragen der Zikaden auf eine frische Futterpflanze wurden die geflügelten Tiere in einem langen Glasrohr mit Polyäthylenschlauch durch Ansaugen gefangen - ein Stück Gaze verhinderte, dass die Tiere in den Schlauch gelangten - und auf die neue Pflanze sorgfältig ausgeblasen.

2.3. Käfige

Als Kontrolle dienten immer Käfige ohne Zikaden.

Um eine bekannte Anzahl Tiere auf einem Blatt für eine bestimmte Zeit leben zu lassen, stellte ich Käfige her, wie sie Figur 1 zeigt. Bei grossen Blättern konnten die Zikaden entweder auf die Blattober- oder die Blattunterseite begrenzt werden.

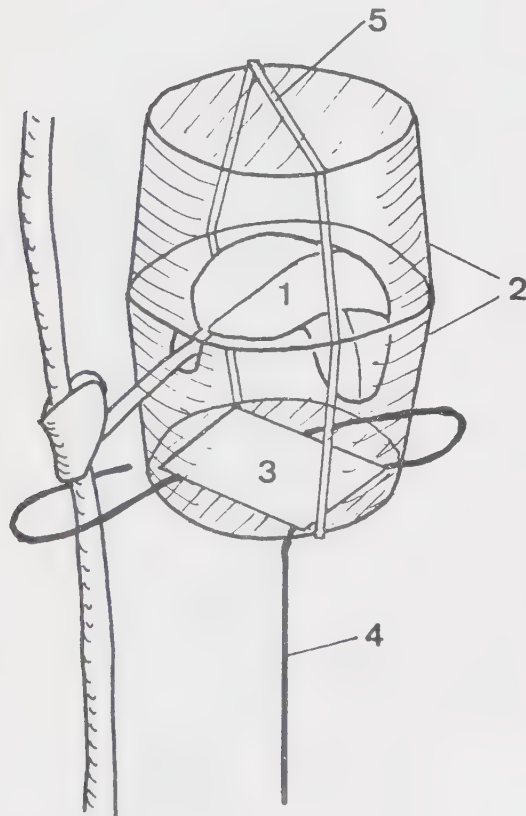
In den Stengelkäfigen (Figur 2) mussten die Imagines an einem 1 cm langen Stengelstück saugen. Der Durchmesser des Rohres war so gewählt, dass das Glasrohr mit den Imagines, welche ich sorgfältig in den Käfig blies, neben dem Stengel eingesteckt werden konnte.

Der grosse Käfig (Photo 1) war mit Saranwrapfolie (leichte, farblose, wasserundurchlässige Kunststoffolie) ausgekleidet zum Sammeln der Kotspritzen. 14 Tage alte, abgeschnittene *Vicia faba*-Pflanzen wurden in Nährlösung mit Spurenelementen nach Hoagland (1944) eingestellt. Sie streckten das oberste, ausgebreitete Blattpaar in den Zikadenkäfig.

Figur 1

Blattkäfig

- 1 = Ackerbohnenblatt.
- 2 = Celloloidhütchen, dicht gelocht. In das untere Hütchen wird eine Einbuchtung geschmolzen, in welche mit Watte abgedichtet der Blattstiel zu liegen kommt.
- 3 = Grosses Deckglas zum Sammeln von Kot.
- 4 = Halter.
- 5 = Schmales Gummiband.



Figur 2

Stengelkäfig

- 1 = Stengel von *Vicia faba*.
- 2 = Dünnwandiges, durchsichtiges, längs halbiertes Plexiglasrohr, dessen Fugen (3) durch transparente Klebstreifen zusammengehalten werden.
- 4 = Schaumstoff zum Schliessen des Rohres.

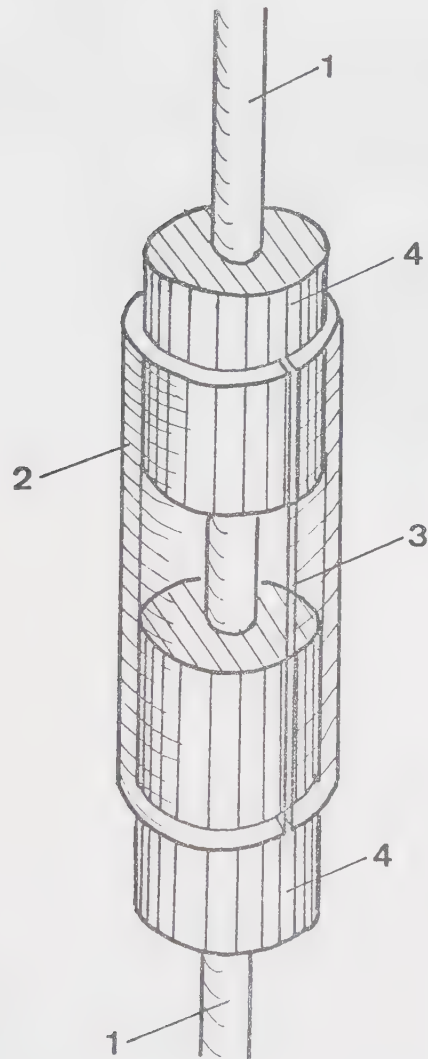


Photo 1

Grosser Käfig, 21 x 21 cm



3. Mikrotechnik

3.1. Paraffinschnitte und Färbungen

Etwa $\frac{1}{2}$ cm lange Stengelstücke und ca. $\frac{1}{4}$ cm² grosse Blattstücke wurden mit verschiedenen Fixierungsmitteln im Vakuum infiltriert.

Nrn 3) und 4) ergaben die beste Fixierung:

3) = 16 ml Glutaraldehyd 25 % + Phosphatpuffer pH 7,0
84 ml (Burck 1969), 3 Tage

4) = Formalin 4 %, 1-3 Tage.

Ueber die Alkohol-Xylolreihe wurden die Objekte im Paraffin eingebettet.

Im Verlaufe der Arbeit benützte ich nur noch die Entwässerung mit 2-Methoxyaethanol (Feder et al. 1968), für meine Objekte das schnellste und erfolgreichste Verfahren. Zur Paraffineinbettung modifizierte ich die Methode folgendermassen:

- 5 °C - 4 % Formalin respektive Glutaraldehyd
 - 3mal je 24 Stunden 2-Methoxyaethanol
 - Alkohol abs. (mit Eosin gefärbt), 24 Stunden
 - n-Propanol, 24 Stunden
 - n-Butanol, 24 Stunden) lagerfähig bei -20 °C
- 25-30 °C - tertiärer Butylalkohol:Paraffinöl = 1:1, 24 Std.
 - Die Objekte werden im Intermedium auf erstarrten Paraffin in einem hohen Glas gegeben und sinken im Wärmeschrank bei 65 °C langsam auf den Grund. Das Intermedium bildet mit dem Paraffin einen Konzentrationsgradienten. Das Gemisch wird nach 24 Stunden sorgfältig abgegossen.
 - 3mal reiner Paraffin jeweils im Wärmebehälter für 24 Stunden evakuiert.

Serieschnitte von 25-30 μ Dicke wurden mit dem Rotationsmikrotom hergestellt.

Die Färbung der Schnitte erfolgte in 1 %iger, wässriger Safraninlösung 1-2 Minuten und in 0.1 %igem Fastgreen in 96 %igem Alkohol ca. 20 Sekunden (Gerlach 1969).

Zur Frage, ob Kallose gebildet wird, diente die Färbung mit Resorcinblau nach Cheadle et al. 1953. Wenn die Schnitte mit Baumwollblau (Rawitscher 1933) gefärbt wurden, war das Einschlussmittel konzentriertes Glycerin, für alle anderen Schnitte Eukitt.

3.2. Gefrierschnitte

Die Hohlräume unter der subepidermalen Schicht der Stengel von *Vicia faba* (Photo 17) bewirken ein Abheben der äussersten beiden Zellschichten bei den Gefrierschnitten, was beim Färben oft zum Zerreißen der Schnitte führt. Bei befallenen Stengelstücken mit zerstörter Epidermis tritt diese Schwierigkeit weniger auf.

Es wurden 75 und 105 μ dicke Schnitte von frischen Stengeln hergestellt, in 50-100 %iges Glycerin oder Glycerin-gelatine eingeschlossen. Am besten liessen sich die Schnitte auf einem Objektträger färben durch Auftropfen der Lösungen.

3.3. Epidermisabzüge

Durch Bepinseln der Blattober- und -unterseite mit farblosem Nagellack und nach dem Trocknen sorgfältigem Ablösen der Lackhaut konnte der getreue Abdruck der Epidermis konserviert und der mikroskopischen Betrachtung zugänglich gemacht werden. Bei *Vicia faba* war es auch möglich, die Epidermis der Blattunterseite direkt abzulösen.

4. Photos und Zeichnungen

Für Mikraufnahmen habe ich eine Auswahl aus meinen über 4000 Schnitten getroffen. Wenn nichts anderes vermerkt ist, sind es Photos von 30 μ dicken, mit Safranin-Fastgreen gefärbten Parafinschnitten. Ein Zeichenspiegel zum Wildmikroskop M₁₁ diente zur Herstellung von Strichzeichnungen.

5. Bestimmung des Chlorophyllgehaltes

Von jedem Blattpaar aus den Käfigen mit und ohne Zikaden (Photo 1) habe ich zuerst Blattfläche und Frischgewicht als Bezugsgrößen bestimmt.

Für die Blattflächenwerte breitete ich die Blätter auf rotem Ozalid-Lichtpauspapier aus, belichtete kurz mit UV, entwickelte mit Ammoniak und wog die ausgeschnittenen Blattformen. Nach der Bestimmung des Gewichtes pro Flächeneinheit des Pauspapiers, konnte ich die Blattfläche anhand der Wägungen berechnen.

Frischgewicht und Blattfläche einer parallelen Versuchsreihe von Blattpaaren brachte ich mit dem anschliessend nach Schopfer (1970) bestimmten Trockengewicht in Beziehung. Aus den Mittelwerten mg TG/cm² berechnete ich die Trockensubstanz der frisch extrahierten Blätter.

Die Blattpaare extrahierte ich einzeln mit 96 %igem Alkohol. Eine Prise CaCO_3 band die für das Chlorophyll schädlichen Säuren beim Zermörsern, ein Tropfen Oktanol verhinderte übermäßiges Schäumen. Die Absorption des verdünnten Filtrates bestimmte ich bei den von Wintermans (1965) angegebenen Wellenlängen. Zur Kontrolle der Maxima habe ich in jeder Versuchsreihe ein ganzes Spektrum aufgenommen. Um einem Zerfall des Chlorophylls vorzubeugen (Šesták 1971), arbeitete ich möglichst rasch und kühlte jedes Filtrat sofort auf 4 °C bis zur Absorptionsmessung einer ganzen Serie. Die Absorptionswerte von Extrakten blieben konstant, wenn sie über Nacht verdunstungsfrei, kühl und dunkel aufbewahrt wurden.

Die Saranwrapfolie mit den Kottröpfchen extrahierte ich ebenfalls mit 96 %igem Alkohol.

6. Auftrennung der Farbstoffe

6.1. Dünnschichtchromatographisch

Die mit 96 %igem Alkohol extrahierten Farbstoffe trennte ich auf Dünnschichtplatten (0.25 mm Kieselgel, imprägniert mit 1.4 g/l Ascorbinsäure und 0.4 g Ca(OH)_2 , 90 Minuten bei 50-60 °C getrocknet). Als Laufmittel diente Benzin (Sdp. 65-100 °C): Isopropanol : dest. Wasser = 100 : 12 : 0.25.

Die getrennten Zonen extrahierte ich mit 96 %igem Alkohol (bei Carotinoiden mit Chloroform) und bestimmte die Absorptionsmaxima. Bei Hager und Meyer-Bertenrath (1965) sind die Absorptionswerte zusammengestellt, welche zur Identifikation der Farbstoffe Verwendung fanden.

6.2. Papierchromatographisch

Auf Keilstreifen aus Whatman 1 Chromatographiepapier (Figur 15) trennte ich die mit Chloroform extrahierten Farbstoffe. Das Laufmittel setzte sich zusammen aus Benzin : Benzol : Chloroform : Aceton : Isopropanol = 50 : 35 : 10 : 0.5 : 0.17.

7. Atmungsmessung

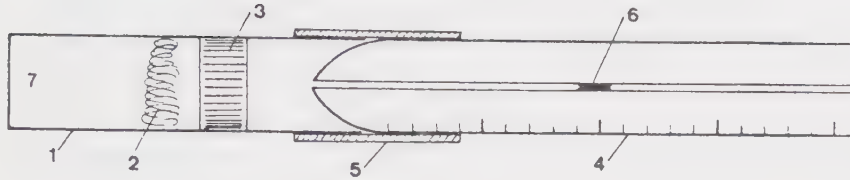
Es wurden zur Bestimmung des Sauerstoffverbrauches von Kleinzikaden Mikrorespirometer (Figur 3) hergestellt (vgl. Chen 1951):

Durch Auswägen des Inhaltes wurden Glasröhrchen (1) mit gleichem Volumeninhalt ausgesucht. Die Watte (2) verhinderte, dass die Zikaden (7), deren Atmung pro Gläschen gemessen wurde, in Kontakt mit dem Filterpapierstreifen (3) kamen. Das Filterpapier war mit

Figur 3

Mikrorespirometer

(Erklärung im Text)



20 %iger Kalilauge getränkt, um das abgegebene CO_2 zu absorbieren. Eine auf die entsprechende Länge verkürzte 0.01 ml-Pipette (4) war mit Polyäthylenschlauch (5) wasserdicht ans Gläschen (1) angeschlossen. Durch Erwärmen mit der Hand wurde Luft aus der Pipette gepresst, und es liess sich ein Tropfen Paraffinöl (6) in jene einsaugen. Verbrauchten die Zikaden im Glasröhrchen Sauerstoff, so wanderte der Deltropfen tiefer in die Pipette hinein. Der verbrauchte Sauerstoff ergab sich aus der Wegstrecke des gewanderten Deltropfens, bei 20facher Vergrösserung durch's Messokular beobachtet, und dem inneren Querschnitt der Pipette.

Ein Mikrorespirometer ohne Zikaden diente jeweils als Thermo-barometer. Die Mikrorespirometer lagen in einem temperaturkonstanten Wasserbad.

8. Zuckerbestimmungen

Den totalen Zuckergehalt bestimmte ich mit Anthron (Mokrasch 1954) nach der Beschreibung von Ehrhardt (1962). Das Reagens ist 2 Monate bei 4 °C haltbar, seine Absorption muss bei 620 nm gleich null sein. Da sich kleinste zeitliche Veränderungen im Arbeitsablauf auf die Absorption auswirken, erstellte ich bei jeder Messung gleichzeitig eine Eichkurve, in der sich die Werte der Analysensubstanzen einordnen liessen.

Zur chromatographischen Auftrennung der Zucker eignete sich am besten folgender Blattextrakt: 5 g frische Blätter werden im kochenden Wasser rasch abgetötet und ausgepresst. Der Presssaft respektive der Kotextrakt (in 3 %iger Essigsäure) wird filtriert und im Vakuum zur Trockene eingeeengt. Der Extrakt war noch leicht grünlich, aber ein Filtrieren durch Aktivkohle entfernte nebst den Farbstoffen auch Zucker. Die Reinigung des Extraktes mittels Ionenaustauschersäulen ergab bei den kleinen Substanzmengen des Kotes zu grosse Verluste und spaltete Saccharose teilweise in Glucose und Fructose.

Die Zubereitung des Extraktes nach Cook und Bielenski (1969) wies noch zuviele Begleitstoffe auf.

Die mit Kieselgel 0.25 mm dick beschichteten und mit 0.02 M Na-acetat imprägnierten Dünnschichtplatten wurden eine Stunde lang bei ca. 70 °C aktiviert. Als Laufmittel diente Aceton : Wasser = 9 : 1. Das Reagens für reduzierende Zucker und deren Derivate setzte sich folgendermassen zusammen: 1 g Diphenylamin in 50 ml wasserfreiem Aceton, 1 ml Anilin und 5 ml 85 %ige Phosphorsäure (Stahl 1967). Das zehnminütige Entwickeln bei 85 °C brachte die verschiedenen Farben der getrennten Zucker

(minimal 1 µg) zum Vorschein.

Weil das verwendete Reagens Trehalose nicht sichtbar macht, wurde für Trehalose und Maltose nach papierchromatographischer Trennung mit Perjodat-Permanganat-Reagens (Linskens 1959) entwickelt. Die organische Phase von Äthylacetat : Eisessig : Wasser = 9 : 3 : 9 diente als Laufmittel.

9. Aminosäurenanalysen

Zur dünnschichtchromatographischen Trennung der Aminosäuren verwendete ich folgende Laufmittel:

- (1) n-Butanol : Essigsäure : Wasser = 4 : 1 : 1 (organische Phase)
- (2) wassergesättigtes Phenol
- (3) Chloroform : Methanol : 17 %igem Ammoniak = 2 : 2 : 1

(1) und (2) zur 2-dimensionalen Chromatographie, wobei in jeder Phase eine Platte mit Vergleichssubstanzen mitlief.

Der zur Trockene eingeeengte Presssaft aus Blättern von *Vicia faba* wurde in 1 ml 3 %iger Essigsäure gelöst und davon 1 µl aufgetragen. Die Kotmenge von etwa 6 Zikaden pro Tag genügte pro Auftragspunkt.

Als Reagens diente 0.25 %iges Ninhydrin in absolutem Alkohol oder 0.3 g Ninhydrin in 100 ml Butanol mit 3 ml Eisessig. Isatin oder die Entwicklung nach Moffatt-Lytle (Pataki 1966) war weniger empfindlich, dafür differenzierten sich die einzelnen Aminosäuren in verschiedenen Farben. Gegen Ende der Arbeit konnte eine Brenner-Niederwieser-Kammer benutzt werden, bei der das Lösungsmittel an der Plattenfront verdampft.

Die schönste und eleganteste Trennung der Aminosäuren gelang mit Hochspannungselektrophorese in der 1. Dimension (ca. 1900 Volt, 110 mA, bis -8 °C) und Propanol als Laufmittel aufsteigend in der 2. Dimension. Entwickelt wurde mit 0.5 %igem Ninhydrin in Aceton.

III. Ergebnisse der Experimente und Diskussionen

1. Empoasca decipiens und Eupteryx atropunctata als Pflanzensauger

1.1. Natürliches Vorkommen

1.1.1. Empoasca decipiens Paoli 1930

E. decipiens ist nach Nast 1972 in ganz Europa, ohne Skandinavien, verbreitet, in Nordafrika und der äthiopischen Region, im Nahen Osten bis Afghanistan und in Südrussland bis zur Kirgisensteppe und Kasachstan.

Durch Zuchten im Labor wurde festgestellt (Günthart 1967, 1971a, 1971b, 1974), dass sich *E. decipiens* auf den Wirtspflanzen: Kartoffeln (*Solanum tuberosum*) und Ackerbohnen (*Vicia faba*) gut vermehrt, etwas weniger gut auch auf Bohnen (*Phaseolus vulgaris*) und Baumwolle (*Gossypium herbaceum*).

Auf Gastpflanzen kann *E. decipiens* wohl leben, ohne aber Nachkommen zu bilden. Gastpflanzen von *E. decipiens* sind: Apfel (*Malus domestica*), Rebe (*Vitis vinifera*), Zuckerrübe (*Beta vulgaris*), Lilien (*Lilium*), für nur wenige Tage auch Weiden (*Salix*) und Tomaten (*Solanum lycopersicum*), im Herbst Forsythia.

Gefangen wurde *E. decipiens* ausserdem auf: *Paeonia officinalis*, *Cornus*, im Winter auf *Juniperus*, *Tagetes* und *Cheiranthus* (Günthart 1967, 1971a, 1971b).

Laut Sorauer 1956 ist *E. decipiens* schädlich an Eierfrucht (*Solanum melongena*), Paprika (*Capsicum annum*), Kartoffel, Tomate, Rüben, Baumwolle und Reben. An Tomaten-, Rüben-, Baumwoll- und Rebenpflanzen kann der Schaden aber nur gering sein, da sich die Tiere auf diesen Pflanzen nicht entwickeln, also nur zeitweilig von benachbarten Wirtspflanzen herfliegen.

E. decipiens ist polyphag und wählt ihre Wirts- und Gastpflanzen, wie das Spektrum der erwähnten Pflan-

zenfamilien zeigt, vermutlich nicht nach systematischer Zusammengehörigkeit oder sekundären Pflanzenstoffen aus. "Nicht-Nährpflanzen", auf denen sie maximal zwei Tage lang überdauern kann, sind z.B. stark behaarte Sorten. Auf Holzpflanzen kann *E. decipiens* im allgemeinen einige Wochen leben, aber es findet nie eine Entwicklung statt. *E. decipiens* lebt also an den Blättern und Stengeln von kahlen, krautigen Pflanzen.

1.1.2. *Eupteryx atropunctata* Goetze 1778

E. atropunctata ist in ganz Europa inklusive europäisch Russland und der Türkei (Nast 1972) hauptsächlich an Kartoffeln anzutreffen. Sie entwickelt sich ausserdem auf Dahlia, Sellerie (*Apium graveolens*) und *Vicia faba*. Gefangen wurde *E. atropunctata* auch auf Apfel, Karotte (*Daucus carota*) und Petersilie (*Petroselinum hortense*) (Günthart 1971a) sowie auf den Labiaten: *Ballota*, *Lamium*, *Nepeta*, *Menta*, *Origanum*, *Marrubium* (Ossiannilsson 1943). Nach Sorauer 1956 soll *E. atropunctata* auch an Getreide (neben Kartoffelfeldern?) vorkommen.

Leider ist auch über das Vorkommen von *E. atropunctata* noch wenig bekannt. Vor allem wäre es interessant, die Wildpflanzen zu kennen, auf denen sich *E. atropunctata* und *E. decipiens* entwickeln.

Welche Pflanzen als Wirts- respektive Gastpflanzen dienen, kann nur durch Zuchten ermittelt werden, weil beim Suchen der Insekten in der Natur zwischen angeflogenen und auf der entsprechenden Pflanze aufgewachsenen Tieren nicht unterschieden wird.

1.2. Entwicklung

Kleinzikadeneier brauchen bis zum Schlüpfen der ersten Larven 10 bis 15 Tage. Als Paurometabola durchlaufen sie drei Larvenstadien und zwei Nymphenstadien, welche letztere durch die Flügelanlagen erkennbar sind. Bis zum Schlüpfen der geflügelten Imago dauert es 20 Tage, bis zur Geschlechtsreife eines frischgeschlüpften Weibchens 25 Tage. Ein Entwicklungszyklus benötigt bei den Typhlocybinen ca. 60 Tage (Günthart 1971b). Das älteste *E. decipiens*-Weibchen starb in einem Käfig als Imago erst nach 55 Tagen. Bei uns wach-

sen im Sommerhalbjahr zwei Generationen auf, im Süden bis drei.

E. decipiens überwintert halberstarzt als Imago am Boden unter Stauden an teilweise grün bleibenden Blättern. Die Ueberwinterung von *E. atropunctata* ist nicht bekannt, dürfte aber ähnlich sein.

Im Vergleich zu den viviparen Blattläusen vermehren sich die Zikaden langsam und weniger zahlreich. Das kann jedoch für die Zikaden auch ein Vorteil sein, wie ein Versuch zeigte: Auf *Vicia faba* setzte ich gleichzeitig Blattläuse und *E. decipiens*. Die Aphiden verursachten einen totalen Blattschaden (zuletzt Blattfall) und gingen zugrunde; die Zikaden aber legten Eier in den Stengel, welche sich entwickelten, und die jungen Larven schlüpften aus, als die robusten *Vicia faba*-Pflanzen wieder neue Triebe gebildet hatten.

1.3. Unterschiede im Schadbild und Verhalten

E. decipiens und *E. atropunctata* bevorzugen die Blattunterseite. Sie können aber auch auf die Blattoberseite begrenzt leben. Im Gegensatz zu den Blattläusen sitzen sie nicht den grossen Blattnerven entlang. Die feinsten Leitbündel der Blätter sind jedoch so dicht verteilt, dass immer eines in der Nähe des Einstiches liegen kann.

1.3.1. *Empoasca decipiens*

E. decipiens-Imagines (Photo 2), Larven und Nymphen sind hellgrün gefärbt, für unser Auge also sehr gut getarnt. Auf *Vicia faba* erreicht *E. decipiens* hohe Populationsdichten. *E. decipiens* reagiert äusserst rasch auf Erschütterungen und Luftströmungen. Imagines fliegen auf, Larven lassen sich fallen oder rennen auf die entgegengesetzte Blattseite.

Wenn 6 *E. decipiens* 48 Stunden lang an einem Blatt saugen, zeigt das Schadbild schmale, diffuse, helle, durchschimmernde, d.h. auch auf der Blattunterseite sichtbare Saugstellen. Die feinen Spuren bestehen nicht ausschliesslich aus chlorophyll-leeren Zellen und sind schwach eingefallen (Photo 4, linkes Blatt). Blattober- und -unterseite zeigen dasselbe Bild; die Zikade saugt demnach ebenso stark im Schwamm- wie im Palisadenparenchym. Bei längerem,

Photo 2 *Empoasca decipiens* (3 mm lang) auf einem Ackerbohnenblatt mit hellen Saugflecken. Die regelmässigen, weissen Pünktchen sind kleine Drüsenhaare der oberen Blattepidermis.



Photo 3 *Eupteryx atropunctata* (3.2 mm lang) auf einem Ackerbohnenblatt mit hellen Saugflecken.



Photo 4 Linkes Blatt von *Empoasca decipiens* befallen,
rechtes von *Eupteryx atropunctata*. Typische
Saugmuster (helle Stellen). Schwarze Punkte
sind Kottröpfchen.
11-12 = 1 cm



aber schwachem Befall werden die nicht geschädigten Stellen der Blätter als Reaktion auf die reduzierte, photosynthetisch aktive Fläche intensiver grün.

Leben 6 *E. decipiens*-Imagines 12 Tage lang auf einem Blatt, so beginnt es gelblich zu werden, seltener zu welken. Die weissen Spuren bilden, wo sie bei diesem intensiven Befall aneinander grenzen, ausgedörrte, schwarz werdende Stellen. Die Blattrippen bleiben am wenigsten geschädigt bis die Blätter abfallen. *E. decipiens* kann auch an blattlosen Stengeln leben und sich sogar vermehren, denn *E. decipiens* legt ihre Eier ins Stengelgewebe. *E. decipiens* scheidet dunkelgrünen, stark chlorophyllhaltigen Kot aus.

1.3.2. *Eupteryx atropunctata*

Larven und frisch geschlüpfte *E. atropunctata*-Imagines sind beinahe farblos. Die hübschen, braunen Flecken (Photo 3) bilden erst die adulten Tiere aus. *E. atropunctata*-Larven sitzen wie festgeklebt zwischen feinen Blattnerven und auch die geflügelten Imagines reagieren weniger schnell als *E. decipiens*. *E. atropunctata* vermehrt sich am besten auf Kartoffel- und Dahlienpflanzen. Auf *Vicia faba* bildet *E. atropunctata* weniger Nachkommen, ihre Larven haben Schwierigkeiten beim Schlüpfen, es gibt Imagines mit verkrüppelten Flügeln.

Leben 6 *E. atropunctata*-Imagines 48 Stunden lang auf einem Blatt von *Vicia faba*, so scheint der Schaden viel grösser zu sein als bei ebenso vielen *E. decipiens*. Die Blattoberfläche ist, wenn *E. atropunctata* saugten, mit weissen, stark lichtbrechenden Punkten übersät. Diese etwas eingefallenen Flecken (Photo 3 und 4 rechtes Blatt) kommen zustande, weil Luft in die leergesaugten Palisadenzellen eintritt. 30-fach vergrössert sieht man, dass ein weisser Punkt aus 10-30 chlorophylllosen Zellen besteht, umgeben von einem kleinen, hellgrünen Rand teilweise geschädigter Zellen. Die weissen Stellen sind nicht grün in der Mitte, wie das Smith (et al. 1931) bei *Empoasca bifurcata*, *erigeron*, *filamenta*, *abrupta* und *maligna* beschrieb.

Jene Arten bilden zwischen Stechborsten und Blatt einen kleineren Winkel als *E. decipiens* und *E. atropunctata*, die beinahe senkrecht einstechen und deshalb auch die Zellen in der Mitte des Saugbe- reiches leeren können. Die Blattunterseite schwach befallener Blätter sieht im Auflicht normal aus. Erst mit der Lupe lassen sich kleine, eingedrückte Fleckchen zu etwa 5-8 Zellen erkennen, wo die Zikade ihren Rüssel eingestochen hatte, um dann vor allem im Palisadenparenchym zu saugen.

Bei stärkerem Befall fliessen die weissen Saugstellen auf der Blattoberseite zusammen. Die Blätter werden bis auf die grünbleibende Mittelrippe ausgesaugt. Oefter als bei *E. decipiens* kommen Blätter zum Welken, weil wahrscheinlich Xylemelemente angestochen wurden. Wie auch *E. decipiens* meidet *E. atropunctata* die Sprossspitzen im Gegensatz zu vielen Blattläusen. *E. atropunctata* stirbt innerhalb weniger Stunden, wenn sie nur am Stengel saugen kann. Die verwandte *Eupteryx melissae* hält es aber bis maximal 3 Wochen am Stengel aus (Pollard 1968). Die Eier legt *E. atropunctata* in die Blattrippen oder Blattstiele. Der Kot von *E. atropunctata* ist braun und enthält weniger Chlorophyll als derjenige von *E. decipiens*.

1.4. Einstichmechanismus und Nahrungsaufnahme

1.4.1. Das Saugen

Wir sprechen von Pflanzensaugern, vom Saugen der Zikaden, aber wir wissen nicht, bis zu welchem Grade diese Arbeit vom unter Druck stehenden Phloem- und Zellsaft übernommen wird.

Durch CO₂ 24 Stunden lang betäubte Blattläuse (*Tubero- lachnus salignus*) mit eingestochenen Rüsseln geben keine Flüssigkeit ab, schwellen anderseits auch nicht an. Werden ihre Stechborsten durchgetrennt, so fliesst aus ihnen stundenlang Phloemsaft aus. Nach den Berechnungen von Mittler 1957 sind 20-40 atm. Druck nötig, um den Nahrungszufluss dieser grossen Blattläuse aufrechtzuerhalten. Die Aphide scheint demnach auf die Hilfe des unter Druck stehenden Pflanzensaftes angewiesen zu sein. Der Betäubungs- versuch zeigt weiter, dass eine aktive Nahrungs- aufnahme, ein Schlucken nötig ist. Unterdessen

ist es gelungen, mehrere Generationen Blattläuse auf künstlichen Nährmedien ohne Druck aufzuziehen, also muss auch ein Saugen ohne Hilfe möglich sein. Druck erhöht die momentane Nahrungsaufnahme, was durch kürzere Saugperioden kompensiert wird (Kennedy 1973).

Wenn durch unsere beiden Zikadenarten das Blatt- oder Stengelparenchym Schäden zeigt, und zwar leere Zellen ohne Chloroplasten, Stärkekörner und Zellkern, so glaubt man, die Kleinzikaden saugten die Zellen tatsächlich aus. Weber beschreibt 1930 den breiten, ovalen Pharynx bei Singzikaden und starke am Clypeus entspringende Dilatatoren, was auf eine bedeutende Saugwirkung hinweist. Dass entsprechende Verhältnisse bei den Kleinzikaden vorliegen, kann angenommen werden.

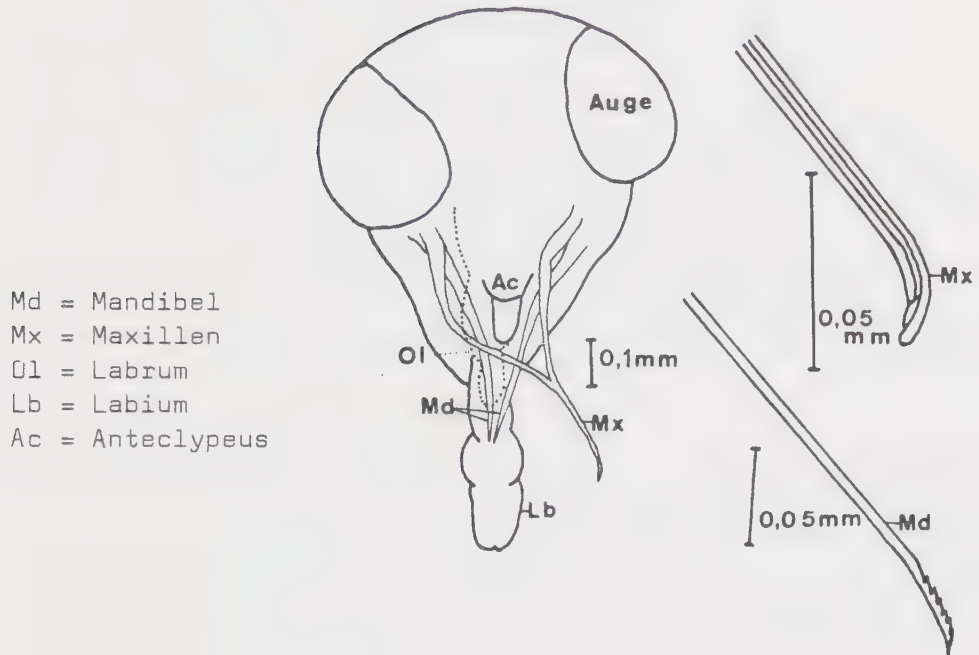
1.4.2. Anatomie der Mundwerkzeuge

Das Stechborstenbündel der Pflanzensauger besteht aus einem Paar Maxillen und einem Paar Mandibeln. Die Maxillen und Mandibeln haben im Zikadenkopf verbreiterte Basen (Figur 4 und 5), an denen die Muskeln ansetzen. In der Ruhelage sind die Stechborsten vom grossen Labium (Unterlippe) umhüllt. Das Labrum (Oberlippe) ist nur sehr klein. Wie es Forbes 1973 bei der Zikade *Macrosteles fascifrons* zeigte, sind auch bei unseren Zikaden die Maxillen durch Rippen und Rinnen verbunden und bilden mit den inneren Höhlungen einen Nahrungs- und einen Speichelkanal. Präpariert man nämlich mazerierte Zikadenköpfe, so bleiben die Maxillen zusammen, während die Mandibeln weder untereinander noch mit den Maxillen verzahnt sind. Die Maxillen sind zwar ineinander gehakt, aber nicht verwachsen. Mittler (1957) schrieb, dass bei *Tuberolachnus salignus* (Aphidae) der Speichelkanal in einen linsenförmigen Spalt hinter den Maxillarspitzen endet, was für unsere Zikaden auch gelten kann. Die Mandibeln der Homopteren sind an den Spitzen einseitig gesägt. *E. decipiens* hat starre, gerade Mandibeln, diejenigen von *E. atropunctata* krümmen sich, wenn sie vom Stechborstenbündel getrennt werden (Figur 4 und 5).

Die Mittelwerte von gemessenen Stechborsten von 9 mazerierten Zikadenköpfen betragen:

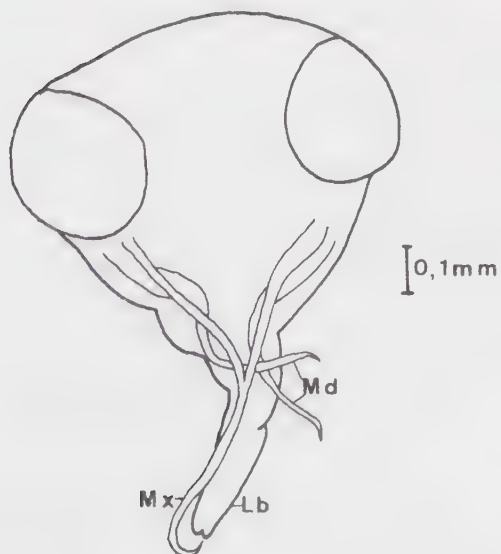
Figur 4

Kopf von Empoasca decipiens
mit herausgelegten Stechborsten



Figur 5

Kopf von Eupteryx atropunctata



	Mandibeln	Maxillen
<i>E. decipiens</i>	0.62 mm	0.80 mm
<i>E. atropunctata</i>	0.66 mm	0.86 mm

Das Längenverhältnis Mandibeln : Maxillen ist je 0.77.

Die an 5 eingestochenen Imagines gemessenen Stechborstenlängen sind ausserhalb des Kopfes für *E. decipiens* (im Stengel) 0.25 mm (Mandibeln) und 0.41 mm (Maxillen; für *E. atropunctata* (im Blatt) 0.22 mm (Mandibeln) und 0.30 mm (Maxillen).

E. atropunctata hat längere Mundwerkzeuge, muss sie jedoch weniger stark vorstossen, um im dünnen Ackerbohnenblatt zu saugen, als *E. decipiens* im Stengel.

1.4.3. Das Einstechen

Der Stichverlauf ist abhängig von den verschiedenen Längen und Flexibilitäten der Maxillen und Mandibeln, von der Freiheit in der Bewegung oder Verzahnungen, Wirkung der Pro- und Retraktormuskeln sowie von den Sinnesorganen, welche Auskunft über die Umgebung der Stechborstenspitzen geben. Die Mandibeln stechen nur wenige Zellreihen tief. Sie können dadurch kaum mehr die Führung der Maxillen übernehmen und dienen vor allem als Verankerung. Sie haben unabhängige Längsbewegungen (Figur 6). Auch die Maxillen sind beschränkt in der Längsrichtung gegeneinander verschiebbar (Photo 5).

Pollard (1971) führte isolierte Stechborsten mehrerer Zikadenarten in verschieden harten Polyporus ein. Liegen die Maxillarspitzen beim Einstich beisammen, so verlief er gerade. Getrennte, einzeln eingeführte Maxillarborsten zeigten je nach Zikadenart und Mediumhärte verschieden starke Krümmungen. An isolierten Maxillen kann man auch bei *E. decipiens* leicht umgebogene, vorgezogene Maxillenenenden beobachten. Bei *E. atropunctata* ist die einzelne Maxillarspitze noch stärker gebogen, wie auch der Einstich ins Blatt in einer Kurve verläuft (Figur 5 und 6).

Eine Biegung im Stechborstengang kommt zustande, weil die vorgezogene Maxille sich umbiegt, sobald der Druck aus der Umgebung nachlässt. Die andere Maxille wird dann automatisch dieselbe Wendung vollziehen. Photo 5 zeigt,

Figur 6

Stechborsten von *E. atropunctata* eingestochen in ein Ackerbohnenblatt. Ihre Lage im Gewebe habe ich aus 3 aufeinanderfolgenden 25 μ dicken Schnitten zusammengezeichnet. In den mit Safranin-Fastgreen gefärbten Schnitten sind die schwarz gezeichneten Speichelspuren und Verfärbungen des Gewebes rot, die Zellwände respektive Wandfetzen grün.

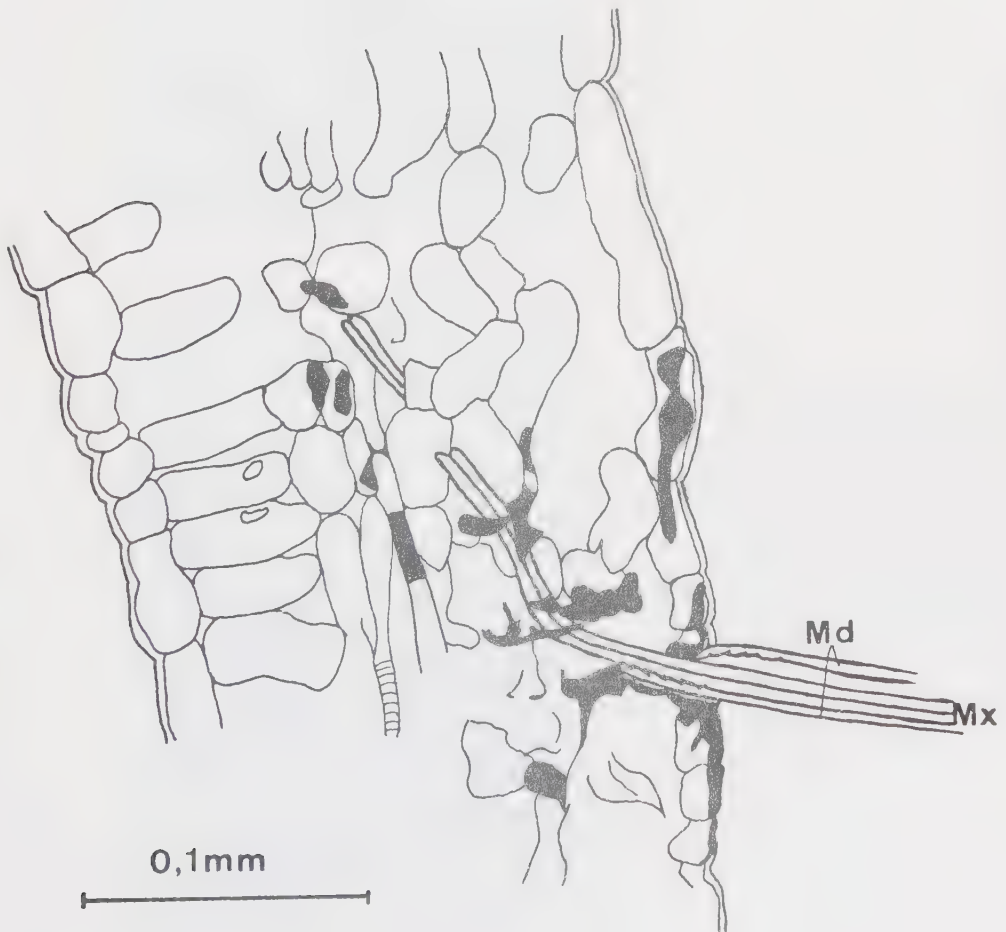




Photo 5

Vicia faba, Stengelquerschnitt. Maxillen von *Empoasca decipiens* in situ. Die Spitze der einen Maxille ist etwas vorgezogen. Die intrazellulär eingestochenen Stechborsten münden neben dem Festigungsgewebe einer Stengelkante. Das Labium drückt auf die Epidermiszellen.

Strichlänge 0.05 mm

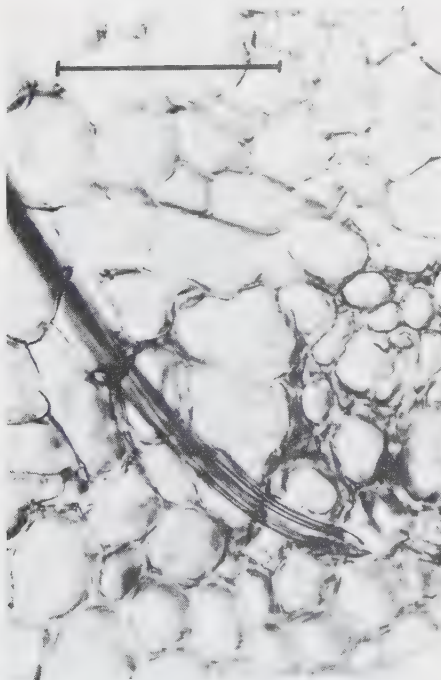


Photo 6

Maxillen von *Empoasca decipiens* gebogen eingestochen im z.T. verletzten Phloemgewebe eines Ackerbohnenstengels. Ueber dem Leitbündel liegen einige zukünftige Sklerenchymzellen, die verdickte Zellwände haben.

Strichlänge 0.05 mm

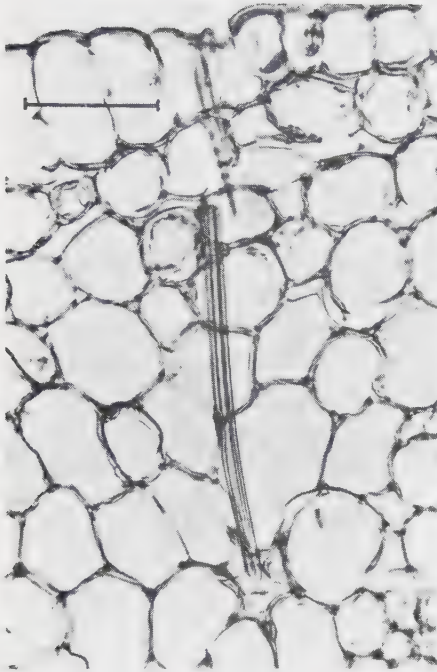


Photo 7

Vicia faba, Stengelquerschnitt.

Die intrazellulär, gradlinig eingestochenen Maxillen dieser *Empoasca decipiens* enden in einer leergesaugten Rindenparenchymzelle. Nur eine Mandibel (mit gezähnter Spitze), bis in die zweite, subepidermale Zellschicht vorgedrungen, ist in der Schnittebene noch getroffen worden.

Strichlänge 0.05 mm

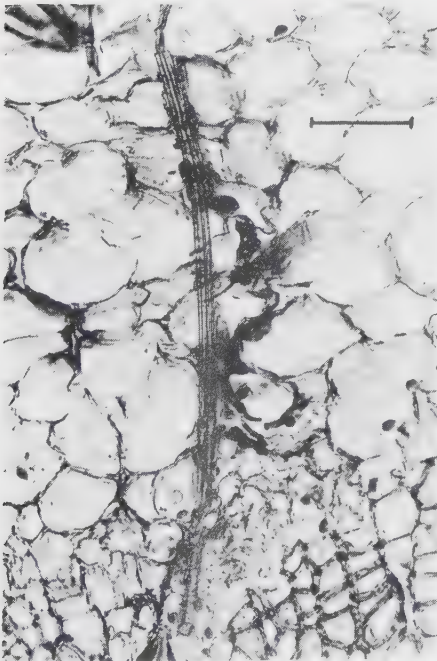


Photo 8

Vicia faba, Stengelquerschnitt.

Maxillarbörsten von *Empoasca decipiens*, deren Enden in der Gegend des zerstörten Phloems liegen (nicht mehr in dieser Schnittebene). Tief-schwarz sind die mit Safranin rot gefärbten Speichelspuren entlang des Einstiches und degenerierende Zellen.

Strichlänge 0.05 mm

wie sich die vorgestreckte Maxille krümmt. Bei *E. decipiens* finden wir beides: gebogene und gerade Stechborsten in situ (Photos 5, 6, 7, 8).

Pollard beobachtete 1969 bei *Eupteryx melissae*, dass ein Drehen des Labiums für die Richtungsänderung der Maxillen eine Rolle spielt. Wir können an den eingestochenen Stechborsten von *E. decipiens* keine Torsion feststellen, doch scheint die Drehung vom Einstichmechanismus her betrachtet wahrscheinlich. Der Widerstand, welchen das Gewebe dem Eindringen entgegenstellt, ist nicht unwesentlich. Sklerenchymscheiden vermögen sogar das Einstechen gewisser Blattläuse, deren Stich langsam und interzellulär verläuft, zu verhindern. *E. decipiens* und *E. atropunctata* stechen rasch und mit Druck im allgemeinen intrazellulär. In den Kantenverstärkungen der Ackerbohnenstengel finden wir aber einen zeitweise interzellulären Stichverlauf.

Pflanzensauger, welche sich vom Parenchymgewebe ernähren können, sind nicht so sehr wie die Phloemsauger auf Sinnesorgane angewiesen, die die Umgebung der Maxillarspitzen kontrollieren.

Forbes und Raine konnten 1973 elektronenmikroskopisch bei der Zikade *Macrosteles fascifrons* fünf Dendriten und fünf bipolare Nervenzellen im Maxillarkanal nachweisen, im Mandibularkanal je drei. Wenn unsere Zikadenarten auch nicht das Phloemgewebe finden müssen und eher aufs Geratewohl einstechen, so sind sie doch auf eine begrenzte Anzahl Wirtspflanzen spezialisiert, welche sie erkennen. Ungeeignete Pflanzen werden bald wieder verlassen und dazu müssen Taster und chemische Sinnesorgane zuerst die Unverträglichkeit testen.

1.5. Querschnitte befallener Blätter

Im Querschnitt durch ein gesundes Blatt von *Vicia faba* (Photo 9) sind die Xylemelemente und die spindelförmigen Zellkerne mit Safranin hellrot gefärbt, die Zellwände mit Fastgreen grün, die vielen runden Chloroplasten glänzen schwach grün.

Man kann makroskopisch gut erkennen, ob ein Blatt von *E. decipiens* oder *E. atropunctata* befallen war (Photo 4),

anhand eines einzelnen, mikroskopischen Schnittes dagegen ist das Schadbild nicht unterscheidbar. Dass *E. atropunctata* in kürzerer Zeit mehr Palisadenzellen zerstört hat, *E. decipiens* andererseits gleichmässig im Schwamm- und Palisadenparenchym saugt, können wir nur in Schnittserien feststellen.

Wenn vier Imagines zwei Tage lang auf einem Blatt von *Vicia faba* lebten, sehen wir Zellen ohne Inhalt neben solchen, die noch intakt sind. Die Spaltöffnungen bleiben grösstenteils unverletzt. Rote Saugspuren (Näheres in den Kapiteln 1.7. und 1.8.), welche maximal die Länge einer Palisadenzelle erreichen, sind in zerstörten Zellen, zwischen den Zellen und auch bei feinen Nervchen (Photo 10), nicht aber in den grösseren Blattrippen anzutreffen. Ebenso wie Phloemsauger auch Parenchymzellen anstechen, können Mesophyllsauger auf das dichte Netz der Leitelemente stossen. Die Zikaden sind nicht ausschliesslich auf ein Gewebe spezialisiert. In Photo 10 führt der Einstich von *E. atropunctata* durch die untere Epidermis. Die Zellen sind dort lokal eingedrückt. Vom darüberliegenden Schwammparenchym bleiben nur noch Zellwandfetzen übrig, von denen einige in den Winkeln rot gefärbt sind. Der weitere Stichverlauf zeigt bei den Leitelementen rote Speichelspuren und zuletzt geleerte Palisadenzellen.

Leben sechs Imagines zwölf Tage lang auf einem Ackerbohnenblatt, so sind ganze Zellreihen leergesaugt, was bedeutet, dass unsere Zikaden auch Zellkerne und Chloroplasten aufgenommen haben. Putmann (1941) vermutete aufgrund intakter Zellwände, *Typhlocyba pomaria* würde Stärkekörner und Chloroplasten extraintestinal verdauen. Dieser Vorgang ist wahrscheinlich zu langsam. Wenn die Zikade Zelle um Zelle extraintestinal verdauen und nachher aussaugen müsste, so wäre die Nahrungsaufnahme pro Zeiteinheit viel zu klein. Farblose Chloroplasten können auch ohne injizierte Enzyme entstehen, wenn eine angestochene Zelle degeneriert.

Die vereinten Maxillen von *E. decipiens* und *E. atropunctata* haben einen Durchmesser von $7.7\ \mu$, die Chloroplasten in *Vicia faba* maximal einen von $4.3\ \mu$. Die Zellkerne sind $2.9 - 7.1\ \mu$ breit, $7.1 - 10.0\ \mu$ lang, sind ausserdem verformbar und werden im Maxillarkanal wahrscheinlich mechanisch zerrieben. Es treten auch nicht völlig leergesaugte Zellen auf, deren Inhalt aus degenerierendem Kern und Chloroplasten eine heterogene Masse bildet. Oft stehen verletzte Zellen nicht mehr richtig im Zellverband, zei-

Photo 9 Querschnitt durch ein Ackerbohnenblatt aus einem Käfig ohne Zikaden. In der Blattmitte endet ein Blattnerv. Zellkerne sind dunkel, Chlorophyllkörner hell und glänzend.

Strichlänge 0.05 mm

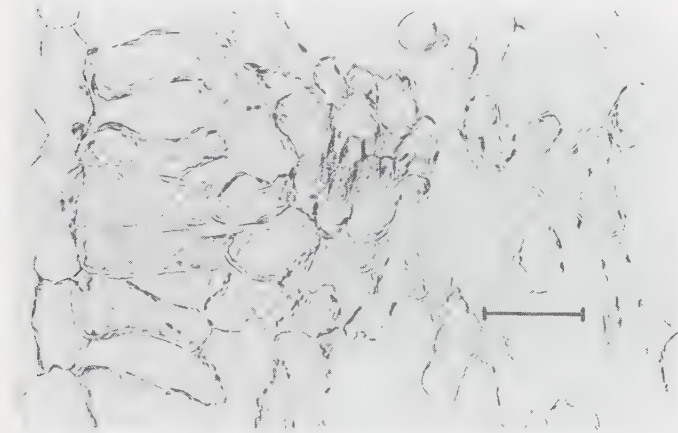
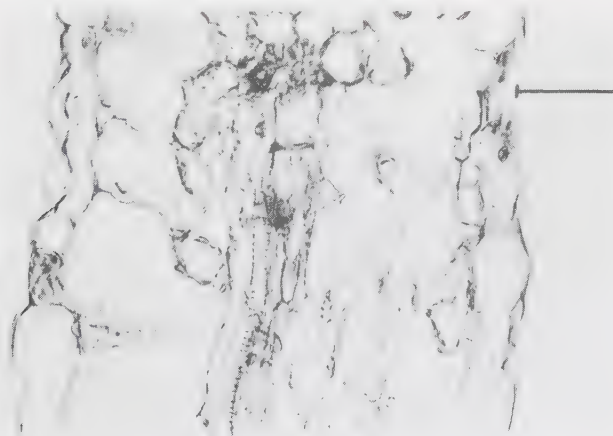


Photo 10 Querschnitt durch ein Blatt, an dem vier *Eupteryx atropunctata* 48 Std. lang saugten. Schwarz sind Speichelspuren und Autolyseerscheinungen am Ende des Blattnerves in der Bildmitte.

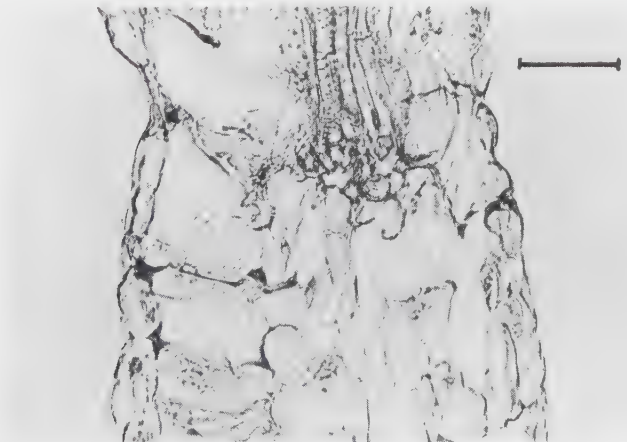
Strichlänge 0.05 mm



- Photo 11 Querschnitt eines Blattes auf dessen Oberseite 6 *Empoasca decipiens* 12 Tage lang lebten. Der kollabierte Zellinhalt ist braun-rot gefärbt. Ueber der oberen Epidermis liegen Kottröpfchen.
Strichlänge 0.05 mm



- Photo 12 Querschnitt eines Blattes, auf dessen Unterseite 6 *Empoasca decipiens* 12 Tage lang lebten.
Strichlänge 0.05 mm



gen Plasmolyse, schrumpfende Zellwände und neben hellroten Speichelspuren braun-rot verfärbte Reste des Protoplasten (Photos 11 und 12). Ähnliche Symptome schilderte Pollard 1968 bei *Eupteryx melissae*, einer grösseren Zikade mit einem Maxillendurchmesser von 10-20 μ . Die Epidermiszellen sind bei stärkerem Befall häufig zusammengefallen und manchmal auch braun-rot verfärbt. Die braunrote Farbe erscheint beim 48 Stunden dauernden Saugen noch nicht. In der Natur ist so starke Schädigung selten, weil die Zikaden zu neuen Pflanzen fliegen können. Putmann (1941) hat vielleicht deshalb nur schwach befallene Blätter untersucht und geschrieben, die Zellwände behielten immer ihre Form. Photo 12 zeigt, dass häufig in den Winkeln zerstörter Zellen Rotfärbung eintritt, vermutlich nachdem der Zellinhalt mit Speichel in Berührung kam.

Der Einstich von *E. decipiens* auf Photo 12 verläuft durch die untere Epidermis zu einem Blattnervchen und ins Palisadenparenchym. Die Zikaden waren nur auf die Blattunterseite begrenzt. Auf anderen Blättern (Photo 11) lebten die Zikaden ausschliesslich auf der Oberseite, saugten aber doch im Palisadenparenchym und nicht vermehrt im Schwammparenchym. Mit ihren langen Stechborsten könnten die Zikaden mühelos durch das Blatt hindurch stechen. Die dunklen Striche über der oberen Epidermis auf Photo 11 sind quergeschnittene Kottröpfchen. Sie schädigen die Epidermis kaum, denn sie kommen durch das Austrocknen nicht ganz eng auf sie zu liegen, so dass der Gasaustausch der Zellen nicht erschwert ist. Auf die Blattunterseite begrenzt leben die Zikaden länger als auf der Blattoberseite, was vermutlich eine mikroklimatische Ursache hat. Das Schadmuster sieht gleich aus, aber ein Blatt mit den Zikaden auf der Oberseite ist schneller geschädigt. Vielleicht müssen die Insekten wegen der stärkeren Strahlung auf der Blattoberseite mehr Flüssigkeit aufnehmen und die Kottröpfchen könnten die Lichtabsorption des Blattes verringern.

Ein Blatt wird mit längerer Befallszeit durch zusammenfallende Zellen dünner. Nachdem zwei *E. decipiens* 12 Tage lang auf der Oberseite lebten, ist das Blatt noch 0.23 mm dick im Gegensatz zu 0.33 mm des zugehörigen Kontrollblattes.

Zur Frage, ob Leitbündel- oder Parenchymsauger primitiver sind, gibt es verschiedene Ansichten. Putmann (1941) glaubte, die Phloemsauger seien primitiver. Denkt man an die wenigen,

nötigen Enzyme zur Verwendung des Phloemsaftes, so könnte man ihm recht geben. Andererseits ist Phloemgewebe differenzierter, es aufzufinden komplizierter. Pollard (1968) bezeichnet die Mesophyllsauger als primitiver. Phylogenetisch ist das Problem noch schlecht lösbar. Es sind viele Zikaden erst unsicher als Arten beschrieben, und von den bekannten fehlen oft Angaben über Ernährung und Wirtspflanzen.

1.6. Eindringen der Stechborsten durch die Epidermis

E. decipiens und *E. atropunctata* stechen mit Druck in die Epidermis. Die gezähnten Mandibeln sägen sich den Weg durch die ersten Zellreihen, welche beim Rückzug der Stechborsten meist einfallen. Beim kurzen Einstich wird nur eine Epidermiszelle durchstoßen. Gehen die Maxillen tiefer, so drückt das Labium (Photo 5, Seite 24) auf mehrere Zellen, welche sich je nach Stärke des Druckes, abhängig von der Tiefe und Dauer des Stiches, wieder erholen können oder nicht.

Die gesunde Epidermis von Ackerbohnenblättern hat Kutikularwülste, wenige Drüsenhaare und auf der Ober- und Unterseite des Blattes gleichviele Schliesszellen (Photo 13). Da die Epidermiszellen über Leitelementen länglich, schmal und nicht wie die danebenliegenden verzahnt sind, wäre es für die Zikade möglich, kleine Blattnerven zu erkennen. Unsere Zikaden sind aber nicht auf das Saugen in Leitgewebe spezialisiert, und deshalb finden wir die Einstiche dort nicht gehäuft, sondern nur zufällig.

Hat *E. decipiens* an einem Blatt von *Vicia faba* gesaugt, so treten in dessen Epidermis gelb-braun bis dunkelrot gefärbte Schliesszellen auf. Daran angrenzende Zellen sind plasmolysiert oder haben rote Zellwände, manchmal auch rötlichen, degenerierenden Zellinhalt. Die Färbungen sind natürlich, sie können an direkt abgezogener, frischer Epidermis beobachtet werden. Verfärbte Epidermiszellen finden sich einzeln oder zu mehreren. Wenn Schliesszellen daneben liegen, sind sie besonders auffällig rot. Es wäre falsch, zu denken, die Zikaden hätten durch die Spaltöffnungen eingestochen, dann wären letztere nämlich arg zerdrückt. Die Schliesszellen scheinen vielmehr besonders empfindlich zu sein gegen Speichelwirkung oder Verletzungen.

Auf der abgezogenen Epidermis sehen wir einzelne, angezapfte, geschrumpfte Epidermiszellen und zusammengefallene Zellgruppen oder Löcher im Zellverband, welche von einem längeren, tieferen Einstich stammen (Photo 14). Bei

Photo 13 Epidermisabzug mittels Lack. Blattoberseite eines Kontrollblattes (*Vicia faba*). Die Epidermis der Blattunterseite zeigt dasselbe Bild.
Strichlänge 0.05 mm

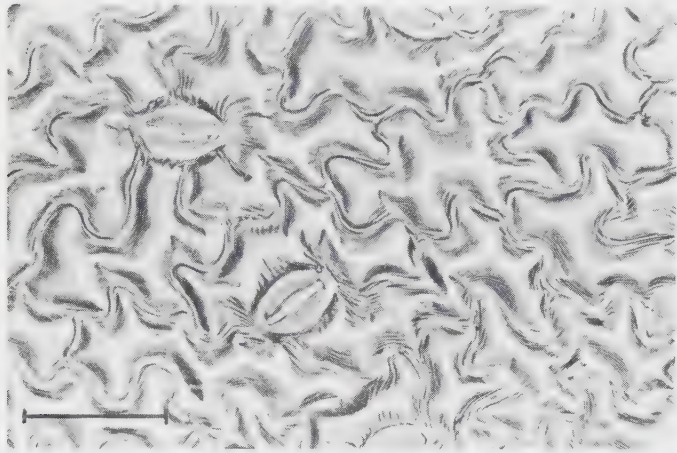
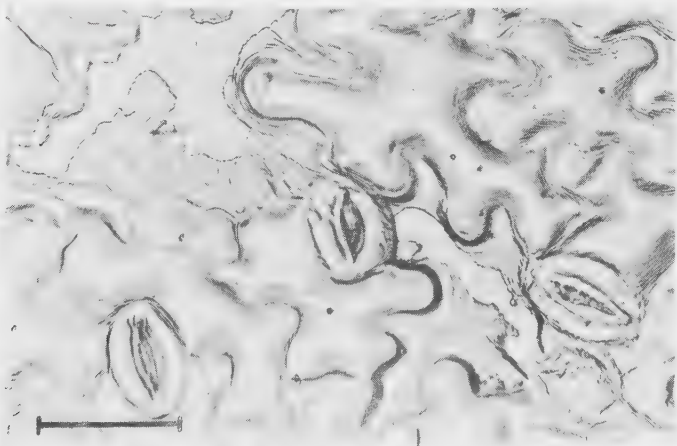


Photo 14 Epidermisabzug (Lack) der Blattunterseite eines von Empoasca decipiens befallenen Blattes mit eingefallenen Epidermiszellen.
Strichlänge 0.05 mm



grösseren Saugstellen können die Spaltöffnungen wie Hügelchen aus der geschrumpften Epidermis herausragen.

Ein von *E. atropunctata* befallenes Blatt hat noch stärker geschädigte, in Unordnung geratene Epidermiszellen auf der Blattoberseite. Eine stark befallene Epidermis lässt sich nicht abtrennen, weil der Zellverband gestört ist. Es sind bei *E. atropunctata* dieselben Erscheinungen zu sehen, wie sie oben für *E. decipiens* beschrieben wurden. Manchmal bildet sich ein dunkler Hof um einen Einstichspunkt. Ob hier eine Vernarbung stattgefunden hat, oder ob etwas Speichel sich im Zellwinkel ansammelte, ist schwer zu entscheiden.

1.7. Der Speichel

1.7.1. Literaturüberblick zum Speichel bei Hemipteren

Schon im Jahre 1891 beobachtete Büsgen, dass Blattläuse tubusförmige Scheiden hinterliessen und zwar auch in gekochten Blättern. Petri (1909) untersuchte die Scheiden, welche beim Saugen von *Phylloxera vastatrix* im Rindengewebe der Rebe entstanden. Er kam zum Schluss, die Scheide bestehe aus Kallose und unlöslichem Calciumpectat mit angelagertem Tannin. Auch Davidson (1922) teilte diese Ansicht und erwähnte Cellulose als möglichen primären Scheidenbildner. Er beobachtete auch Plasmolyse beim Kontakt zwischen Speichel und Zellinhalt. Das Aufsuchen junger Triebe galt für Davidson als Beweis, dass die Blattläuse die Kutikula nicht durchdringen konnten. Daneben zeigten interzelluläre Einstiche durch das Festigungsgewebe, dass die Mittellamelle aufgelöst wurde. Davidson wies erstmals den Stärkeabbau mittels Speichel nach und glaubte, dass sogar Xylemelemente mit Speichelhilfe durchdrungen würden. Rawitscher (1933) schloss die Möglichkeit eines Druckstromes in Richtung der Stechborsten, wie es Zweigelt (1915) postuliert hatte, aus. Mittler (1957) schilderte glatte, von *Tuberolachnus salignus* hinterlassene Scheiden innerhalb der Zellen, perlschnurartige in den Interzellularen. Kloft (1960) schrieb dem Speichel die Funktion eines Gleit- und Abdichtungsmittels zu. Der fermentreiche Speichel der Parenchymsauger konnte die Permeabilität im Bereich der Einstichstellen erhöhen, so dass niedermolekulare Stoffe zu den interzellulär

eindringenden Stechborsten hindiffundierten. Bei intrazellulärem Stichverlauf dagegen koagulierte das Plasma. Kloft hatte also mit seinen Beobachtungen an der Zwiebellaus wiederum Zweigelt's Ansicht von 1915 unterstützt. Marek (1961) gelang es, mit feinsten Nadeln dieselbe Plasma-Strömung zur Einstichstelle hin und gleich lange Deplasmolysezeit nachzuahmen, welche er bei *Myzus ascalonicus* an Zwiebeln feststellte. Er erwähnte als erster zwei Speichelformen: die gallertig feste Scheide und den flüssigen Speichel, welcher jeweils beim Vorschieben der Stechborsten perlschnurartig ausgeschieden und durchstoßen wird. Die meisten von Henning (1963) untersuchten Bohnenblattläuse hinterliessen erst nach einer Saugzeit von ca. 15 Minuten Speichelscheiden, viele Probestiche blieben ohne Spuren. Während die Stichkanäle fast aller bisher untersuchten Blattlaus-, Schildlaus- und weissen Fliegenarten von einer Speichelscheide ausgekleidet sind, scheint die Situation bei den Zikaden unterschiedlicher zu sein.

Smith (1926) beschäftigte sich als erster mit zwei Zikadenarten an Kartoffelblättern: *Eupteryx auratus* und *Zygina pallidifrons*. Dem Speichel schrieb Smith die Eigenschaften zu, beim intrazellulären Einstich durch die Zellwände von Nachbarzellen zu diffundieren, Chlorophyll zu zerstören, das Plasma zum Kollabieren zu bringen, nicht aber die Mittellamelle aufzulösen, wie das bei den Aphiden der Fall ist. Richtige Speichelscheiden bildeten die beiden Zikadenarten nicht. Es zeigten sich nur manchmal mit Safranin rotgefärbte Spuren. Smith und Poos (1931) untersuchten *Empoasca*-Arten. Unregelmässiges Speichelmaterial fanden sie zwischen Parenchymzellen, teils ganze Zellen füllend, und zwar in bedeutend grösseren Mengen bei Phloemsaugern. 1933 betrachtete Smith das bräunliche, mit Safranin rot gefärbte Material näher, welches um die Stechborsten von *Empoasca fabae* (Phloemsauger) als Scheide gebildet wurde, am Stichende in Aggregaten auftrat und in den Zellwänden sichtbar war. Es gelang ihm nicht, nachzuweisen, dass die roten Scheiden und Aggregate von der Pflanze gebildet wurden. Die einzige, positive Reaktion zeigten Tyrosin und ganz schwach Pentose. Putmann (1941) verfolgte die von *Typhlocyba*

pomaria Parenchymsauger) gut ausgebildeten Speichelscheiden durch die grossen Hohlräume zwischen Schwammparenchymzellen hindurch. Er bemerkte keine Weitenwirkung des Speichels. Bei *Empoasca fabae* fand auch er mit rotem Speichel gefüllte Zellen. Eine positive Reaktion für Tyrosin, wie Smith sie beschrieb, gelang ihm jedoch nicht. Die tubusförmige Speichelscheide von *Macropsis* breitete sich laut Putmann in leere Zellen und Interzellularen aus. Wahrscheinlich handelt es sich da um flüssigen, nicht sofort zur Scheide erstarrenden Speichel (vergl. 1.7.2.). Day (1952) widmete sich vier Zikadenarten der Familie Jassidae und fand: je grösser die Art, desto grösser der Schaden im Pflanzengewebe; je kleiner die Art, desto mehr Stiche führen ins Phloem mit schön ausgebildeten Speichelscheiden, positiv auf Millon's Reagens für Tyrosin reagierend. Im Phloem wird länger gesaugt, Probestiche ins Parenchym hinterlassen keine Speichelspuren. Eine Scheide kann 70 μ pro Minute wachsen. Die Stechborsten tragen beim Zurückziehen ein Tröpfchen an der Spitze, welches beim erneuten Vorstossen zu einem Stück der wachsenden Scheidenröhre wird. Das Scheidenende fällt nicht mit der Maxillarspitze zusammen, welche darüber hinaus vorgezogen sein kann. Auch Nuorteva (1952) untersuchte eine Reihe von Zikaden. Diesmal waren im Gegensatz zu Day's Beobachtungen (1952) die grösseren Arten vermehrt scheidenbildende Phloem- die kleinen Parenchym-Sauger. Pollard (1968) arbeitete mit *Eupteryx melissae*: Eine Speichelscheide bildet sich beim Eintritt ins Blatt, nur so tief, wie die Mandibeln eindringen. Die kurzen, unverzweigten, keinen zusammenhängenden Verlauf zeigenden Speichelspuren sagen nichts aus über die Lage der Maxillarspitzen, oder ob wiederholt eingestochen wurde.

Es gibt also in den verschiedenen systematischen Zikadengruppen beides: Arten, welche zusammenhängende Speichelscheiden bilden, vorwiegend Phloemsauger, und andere, welche nur vereinzelte Speichelspuren hinterlassen. Zwischenstufen wurden bisher nicht beschrieben.

1.7.2. Die Zusammensetzung des Speichels

Erst in jüngster Zeit ist eindeutig erwiesen worden, dass die Speichelscheiden tierischen Ursprungs sind und von allfälligen Reaktionen der Pflanze auseinandergehalten werden müssen. Henning (1963) beschreibt den flüssigen Speichel von *Aphis fabae*, welcher erhärtet als "Speichelpfropf" am Labium oder an der Epidermis haftet. Hollebone (1966) nennt dieselbe Erscheinung bei *Empoasca fabae* "Kragen". Der Kragen auf der pflanzlichen Epidermis geht in eine kontinuierliche Speichelscheide über, welche am Stiehende in einen kleinen "Speichelsee" einmündet.

Die Schildwanze *Eumecopus australiasiae* bildet auch in Wasser oder Plasticmaterial Scheiden aus, mit deren Entstehung sich Miles (1964 und 1968) beschäftigte: Der Scheidenpräkursor, ein Lipoproteid, haftet wahrscheinlich an der Kutikula von Pflanzen, weil sich die Fettsäurereste seiner Phospholipidkomponente in der kutikulären Wachsschicht lösen. Der Scheidenpräkursor ist in einem Begleitmaterial eingebettet, welches freie Aminosäuren enthält und reduzierende Bedingungen schafft. Beim Tod der Drüsenzellen oder bei der Ejektion geliert der Präkursor durch Aenderung des Redoxpotentials. Eine Scheide aus reinem Präkursormaterial schwillt aber durch Wasseraufnahme an. Für das Insekt wäre diese Eigenschaft ungünstig. Miles (1967) wies nach, dass aus einer akzessorischen Drüse eine Polyphenoloxidase (PPO) ausgeschieden wird. Als mögliches Substrat kann Dopa (Dihydroxyphenylalanin) unter den freien Aminosäuren nachgewiesen werden. Der Zusammenhang zwischen dem Phenol-PPO-System und dem rasch erhärtenden Speichelmateriel ist noch nicht geklärt. Die gelb-braune Färbung der Scheide auch ausserhalb der Pflanze könnte aber durch Chinon-Tannierung mit Hilfe des Diphenol-PPD-Systems zustandekommen. PPO ist bekannt als Enzym der Melaninbildung, der Härtung und Braunfärbung der Insektenkutikula. Für die Enzymreaktion sind basische Bedingungen von pH 8-9 nötig. Das Scheidenmaterial andererseits hat nur ein pH von 6. Bei der Hemiptere *Oncopeltus fasciatus* entdeckte Miles schon 1959 zwei Sorten Speichel: Scheidenmaterial und wässrigen Speichel. Letzterer enthält (Miles 1968) lösliche Substanzen wie Enzyme (PPO und z.B. Amylase, Cellulase) und Metaboliten. Der flüssige Speichel fliesst zwischen den Perioden

der Nahrungsaufnahme aus, bei der Feuerwanze sogar kontinuierlich (Kloft 1960), liefert das nötige basische pH und verhindert so eine vorzeitige Enzymreaktion.

Das Prinzip der Scheidenbildung scheint den Homopteren und Heteropteren gemeinsam zu sein, wenn auch die Stoffe im wässrigen Speichel sehr differieren mögen. Im Aphidenspeichel wies Miles 1965 Scheidenmaterial mit Disulfidbindungen, freien Aminosäuren und PPO nach. Nur ein Diphenol als Substrat wurde nicht gefunden. Auch die Speicheldrüsen von Pflanzensaugern, welche keine Speichelscheiden bilden (meist Mesophyllsauger), enthalten PPO. Der flüssige Speichel ist wahrscheinlich ursprünglicher und verbreiteter vorhanden. Die Speichelscheidenbildung müssen wir als höhere Entwicklung betrachten.

Die Zikade *Macrosteles fascifrons* hinterlässt in Agar verzweigte, unregelmässig dicke Scheiden mit einem "Kragen" an der Agaroberfläche, ganz ähnlich wie *Eumecopus*, das Versuchstier von Miles. Raine (1969) betrachtete die Speichelscheiden von *Macrosteles fascifrons* im Elektronenmikroskop und konnte zwei Scheidenwandschichten unterscheiden: eine dickere, innere aus dichtem, faserigem Material und eine äussere aus mehr diffusen Fibrillen. Das dichteste Material umgibt eng am Ende der Scheide die vereinten Mandibeln und Maxillen. Wenn wir von der lichtmikroskopischen Ähnlichkeit der Scheiden von *Eumecopus* und *Macrosteles* auch eine chemische und elektronenmikroskopische Analogie erwarten, so könnten die Dichte der Scheidenschicht vom Vernetzungsgrad des Scheidenpräkursors abhängen.

Sogawa (1971) widmete sich der Speichelscheidenbildung von Reiszikaden und entdeckte das Gleiche wie Miles. Die einzelnen Follikelzellen sind allerdings je nach Reiszikadengattung anders lokalisiert. Die Lipoidsubstanz, welche das Protein des Scheidenpräkursors imprägniert, wird von verschiedenen Follikelzellen ausgeschieden. Sie verhindert das Haften des Präkursors an den Styletten während des Erstarrens. Bei den Zikaden *Nilaparvata lugens* und *Laodelphax striatellus* entstehen die Chinone in Follikeln, welche PPO enthalten; bei *Nephotettix cincticeps* und

Inazuma dorsalis werden die Polyphenolverbindungen mit dem Lipoproteid zusammen sezerniert und die PPD von anderen Follikeln geliefert. In allen Fällen, auch denen, die Miles beschrieb, sind die Reaktionspartner so getrennt, dass die Erhärtung des Lipoproteids durch Oxydation mit Chinonen nicht im Speichelkanal stattfinden kann. Am Koagulationsprozess der Scheidenbildung beteiligte Disulfidbindungen waren bei den Zikaden nicht nachweisbar.

Die meisten Autoren sehen die Funktion der Speichelscheide darin, dass sie die Mandibeln verankern hilft, die Maxillen zusammenhält und vor allem bei sternförmig vom Stichkanal aus vorstossenden Homopteren als Führung dient. Gegen jede dieser Auffassungen gibt es Argumente: die gezähnten Mandibeln verankern sich mechanisch, die Maxillen sind, wenn nicht sogar verwachsen, mindestens ineinandergehakt und das Pflanzengewebe bietet meistens genügend Halt. Ein chemisch inerter Abschluss gegen die Pflanzenzellen wäre für die Stechborsten aus Chitin kaum nötig. Das Problem der Funktion bleibt bestehen, insbesondere da es Arten gibt, welche keine Speichelscheiden bilden.

Die Nützlichkeit des flüssigen Speichels dagegen ist leicht einzusehen. Er enthält Enzyme, die zum Beispiel das Eindringen erleichtern, die Nahrung vorverdauen, oder Substanzen, welche die Pflanzenzellen zu vermehrtem Wachstum, im Extremfall zur Gallenbildung, anregen.

Die jeweils etwa 2-3 wirksamen Enzyme sind je nach Art, Jahreszeit, Entwicklungsstadium und Geschlecht verschieden. Die Enzymzusammensetzung ist genetisch fixiert und lässt sich nicht durch Umwelteinflüsse verändern. Gewisse Enzyme könnten auch aus der Pflanze stammen und in der Speicheldrüse angereichert werden (vgl. 1.9.).

1.7.3. Der Speichel von *Empoasca decipiens* und *Eupteryx atropunctata*

Richtige Speichelscheiden, wie die Blattläuse sie hinterlassen (Photo 15 und Figur 7), werden von *E. decipiens* und *E. atropunctata* nicht gebildet. Beide Zikadenarten zeigen im Blatt von *Vicia faba* dieselben Speichelspuren. Sie sondern nur sehr wenig Speichel ab. Höchstens die Hälfte der auf Agar gesetz-

ten Zikaden versuchte einzustechen, Speichel schießen sie keinen darin aus, im Gegensatz zu anderen Zikadenarten (Raine 1969) und Wanzen. Auch das oft zur Anfärbung der Speichelscheiden verwendete Reagens nach Millon zeigt bei *E. decipiens* und *E. atropunctata* keinen Erfolg. Mit Safranin andererseits lassen sich die Speichelspuren hellrot anfärben. Wahrscheinlich besitzen die beiden Arten nur flüssigen Speichel. Mindestens eine Komponente zur Bildung der Scheide fehlt ihnen.

Der flüssige Speichel kann sich bis zu einem gewissen Grad zwischen den intakten Zellen und in verletzte Zellen hinein ausbreiten (z.B. Figur 11 und Photo 22). Im Längsschnitt tritt deshalb häufig hellroter Speichel bei den Querwänden auf, obwohl der Stichverlauf intrazellulär ist (Photo 24). Oft lässt sich gar kein Speichel sichtbar machen; die Einstichstellen erkennen wir nur anhand zerdrückter Zellen (Figur 9, Photo 7). Von einer kontinuierlichen Speichelabsonderung oder extraintestinaler Verdauung kann bei diesen kleinen Speichelmengen keine Rede sein.

Die ersten Speichelspuren erscheinen zwischen den Epidermiszellen und den verdickten Zellwänden zukünftiger Sklerenchymzellen oder akzessorischer Leitbündel in den Kanten des Stengels. Im dazwischen liegenden Rindenparenchym sind rote Spuren bei kurzer Saugzeit weniger häufig (Figur 8). Diese Tatsache kann man damit erklären, dass der Speichel zwischen diesen engen Zellen besser haften bleibt, oder dass er nur hier beim Durchtritt ausgeschieden wird, vielleicht mit einer gewissen lytischen Wirkung. Das Enzymspektrum des Speichels ist noch unbekannt (vgl. 2.4.3.).

Bei stärkerem Befall beginnt sich hauptsächlich das Rindenparenchym des Stengels bräunlich zu verfärben, Zellwände kollabieren (Frischschnitt Photo 28). Die sterbenden Pflanzenzellen werden mit Safranin braunrot gefärbt, so dass in Schnitten von stark befallenen Stengeln, wo sich hellroter Speichel, bräunlich-rote Zellwände und körniger, angefärbter Zellinhalt gegenseitig berühren, kaum mehr zwischen Speichelspuren und Autolyse-Erscheinungen unterschieden werden kann. Photo 31 zeigt einen un-

gefärbten Schnitt, auf dem nur pflanzliche Verfärbungen sichtbar sind, der Speichel ist farblos. Im Schnitt von Photo 22 sind mit Safranin der Speichel wie auch die sterbenden Zellen rot gefärbt. Wenn, wie im vorigen Kapitel besprochen, PPO im Speichel vorkommt, kann dieses Enzym die Zerstörung der Zelle noch unterstützen.

Mit Safranin rot gefärbte Zellwände finden wir, wenn eine ausgesaugte oder verletzte Zelle sich aufzulösen beginnt. Es können auch Speichelreste den Wänden entlang bleiben, wenn samt dem Zellinhalt der abgegebene Speichel wieder aufgesaugt wird.

Es gelingt nur selten, Stechborsten in situ zu fixieren, weil die Zikaden bei der geringsten Störung, z.B. durch Erschütterung oder betäuben des CO₂, die Stechborsten zurückziehen. Glaubt man, besonders tief eingestochene, schon lange saugende Zikaden blieben am ehesten eingestochen, so müsste auch mehr Speichel in der Umgebung der Maxillen zu sehen sein. Figur 6 und Photo 8 zeigen die erwarteten Rotfärbungen und stark geschädigtes Pflanzengewebe. Die Mehrzahl der in situ geschnittenen Stechborsten sind aber nur spärlich mit Speichelspuren oder verfärbten Pflanzenzellen gesäumt.

E. atropunctata und *E. decipiens* können offensichtlich bisweilen Speichel ausfließen lassen, doch ist in die Pflanze abgegebener Speichel nicht immer notwendig. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass freie Aminosäuren im Speichel für das Auftreten Übergrosser Zellen verantwortlich sind. Andere Speichelstoffe mögen die Steigerung der Kambiumstätigkeit nebst der Reaktion der Pflanze auf die mechanische Schädigung unterstützen.

1.7.4. Vergleiche zwischen verschiedenen Kleinzikadenarten und Blattläusen

Bei den untersuchten Parenchymsaugern, den Zikaden: *E. atropunctata* (Kapitel 1.1. bis 1.6.), *Eupteryx melissae* (Pollard 1968), *Typhlocyba pomaria* (Putmann 1941), spielt der Speichel eine gerine Rolle. Die Leitbündel werden nicht aufgesucht, und die

Nahrungsaufnahme besteht im Ausräumen von Palisaden- oder Schwammparenchymzellen, was die verschiedenen weissen Punktmuster auf den Blättern entstehen lässt.

Smith (1933), Putmann (1941) und Hollebone (1966) beschäftigten sich mit der phloemsaugenden *Empoasca fabae*, Day (1952) mit den Jassiden *Limotettix* und *Orosius*, Vidano (1963 und 1964) mit *Empoasca flavescens*, *Empoasca libyca* und *Scaphoideus littoralis*. Alle genannten Kleinzikaden stechen mit ihren ziemlich starren Maxillen rasch, mit Druck und deshalb zumeist intrazellulär, ein. Die Arten, welche das Leitgewebe bevorzugen, scheiden beim Einstich ins Phloem mehr Speichel ab, und die durchgetrennten oder mit Speichel verstopften Leitgefässe verursachen zum Beispiel Chlorose oder das Ausdörren der Blätter vom Rande her. Da sich die Speichelflüssigkeit oft zwischen den Zellen noch etwas ausbreitet, sind Verzweigungen der Einstiche nicht feststellbar.

E. decipiens nimmt eine Mittelstellung ein. Im Gegensatz zu anderen *Empoasca*-Arten, die sich aufs Phloemgewebe spezialisiert haben, ist *E. decipiens* ein Parenchymsauger (geblieben?), der, wenn das Leitbündel in Reichweite der Stechborsten liegt, auch dort seine Nahrung beziehen kann (Näheres im Kapitel 1.8.3.).

Blattläuse können bei ungeeigneten Futterpflanzen oder zu tiefen respektive zu hohen Temperaturen das Phloem nicht mehr finden. Wenn sie mit künstlicher Nahrung aufgezogen wurden, haben sie das Stechen in die Assimilat-Leitungen verlernt. In diesen Fällen entwickeln sie sich jedoch sichtbar schlecht (Mc Lean and Kinsey 1968).

Zum Vergleich habe ich *Empoasca flavescens*-Tiere, welche als Schädlinge an Reben bekannt sind (Vidano 1963, Günthart 1967), als Beispiel eines Phloemsaugers auf Blätter von *Vicia faba* gesetzt. Zerdrückte Zellen und erste rote Speichelspuren, meist zwischen den Zellen, gleichen dem Bild, das *E. decipiens* nach kurzem Befall verursacht. Die roten Spuren von *Empoasca flavescens* führen jedoch deutlich ins Phloemgewebe, wo am Ende des Stiches "Speichelseen" entstehen. Entlang des Stiches im Rindenparenchym zeigen die Zellen auch vergrösserte Zellkerne. Das

Schadbild ist also ebenso sehr von der typischen Reaktion der jeweiligen Pflanze abhängig wie von der Zikadenart. Leider lebten die *Empoasca flavescens*-Tiere nur zwei Tage lang auf den Ackerbohnenblättern, die keine Wirtspflanzen sind, so dass ich keine weiteren Beobachtungen anstellen konnte. Wahrscheinlich hat *Empoasca flavescens* in den ungeeigneten Blättern von *Vicia faba* weniger Speichel abgegeben als gewöhnlich. Ähnlich schrieb Mc Lean (1968) von Blattläusen, dass sie in Nichtwirtspflanzen nur Probestiche ohne Nahrungsaufnahme und Speichelabgabe ausführten.

Einige Blattlausarten sind schon sehr gut untersucht worden. *Myzus persicae* zum Beispiel (Pollard 1972) sticht vorwiegend interzellulär ins Phloem.

Die Blattlausstechborsten sind viel biegsamer als diejenigen der Zikaden, und da die Aphiden ihre Maxillen langsam unter Speichelabgabe vorschieben, können Pectinasen die Mittellamelle der Zellwände auflösen. Die tubusförmigen, wohldefinierten Speichelscheiden verzweigen sich oft in der Gegend der Siebzellen und zeigen perlschnurartige Struktur in den freien Räumen zwischen den Zellen. Auf der Epidermis bildet sich beim Einstichspunkt ein Speichelfropf.

Zur Kontrolle meiner Arbeitsmethoden und Beobachtungen im Vergleich mit ausführlichen Arbeiten über Blattläuse (Davidson 1922, Rawitscher 1933, Roberts 1940, Mittler 1957, Henning 1963 und Pollard 1971) habe ich eine Kolonie kleine grüne Blattläuse (*Myzus persicae*) auf Blättern von *Vicia faba* angesiedelt. Die Tiere sassen auf der Blattunterseite den grössten Blattrippen entlang. Die Blätter wurden gelb, welkten und fielen schliesslich ab. Nach zwei Tagen Saugzeit (ca. 11 Aphiden pro Blatt) konnten in den Paraffinschnitten mit Safranin die vorher beschriebenen Speichelscheiden rot angefärbt werden. Sie führten fast alle direkt zu Leitgefässen (Figur 7, Photo 15). Beim interzellulären Einstich wird der Zellinhalt wenig geschädigt. Nach dem Rückzug der Stylette wird die Speichelscheide durch den Turgor der Nachbarzellen in einen stärker gewundenen Verlauf gezwungen als ihn die Stechborsten vollzogen haben. Mit ihrer Eigenschaft, sofort zu erstarren,

Figur 7 Typische Speichelscheiden der Blattlaus *Myzus persicae* ins Phloem der Blattmittelrippe eines Ackerbohnenblattes führend.

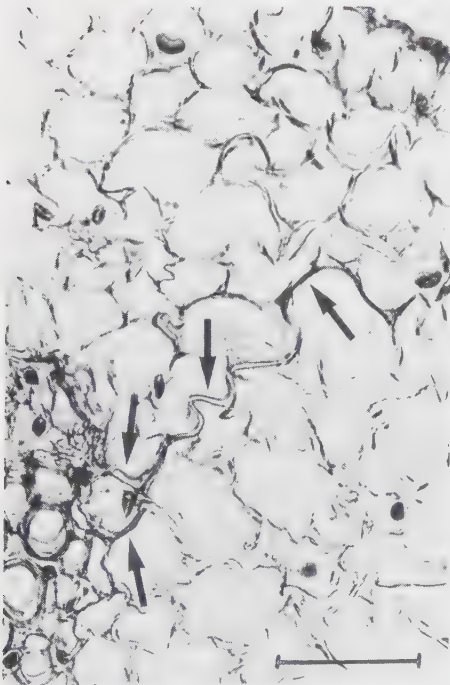
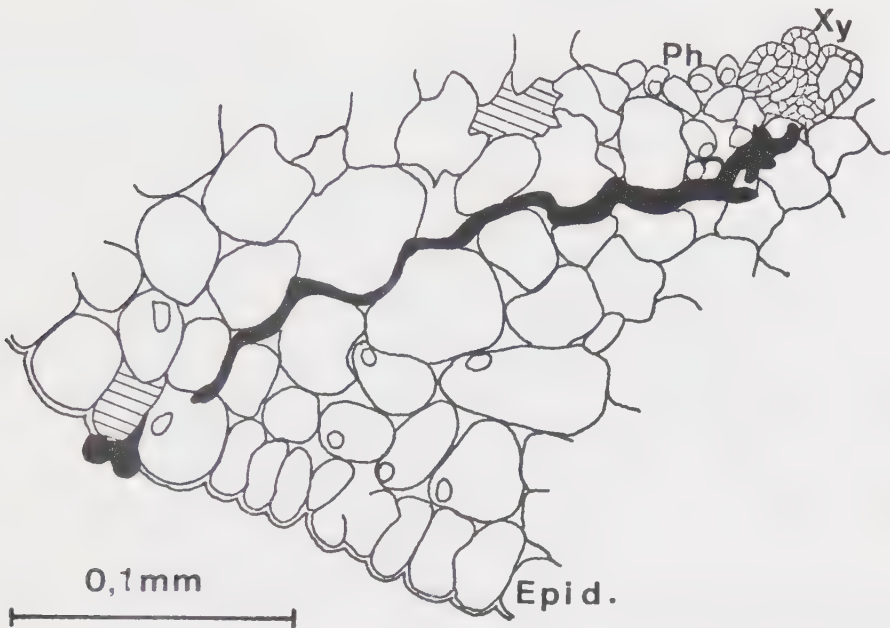


Photo 15

Speichelscheide (→) von *Myzus persicae* beim Phloem der Blattmittelrippe sich verzweigend.

Schnittdicke 22 μ

Strichlänge 0.05 mm

schädigt die Speichelscheide die Pflanzenzellen nur schwach. Leitelemente hingegen werden nicht nur angestochen, sondern auch von Speichelansammlungen am Stichende blockiert. Durch Unterbrechung der Leitungen sterben sekundär Parenchymzellen.

1.8. Einstiche von *Empoasca decipiens* im Stengel bei zunehmender Versuchsdauer

1.8.1. Der unbefallene Stengel

Die beiden ersten Zellschichten unter der Epidermis enthalten Chloroplasten. Sie sind vom übrigen, grosszelligen Rindenparenchym, mit Ausnahme der Kanten, durch Interzellularen getrennt, welche bei der Herstellung von Gefrierschnitten ein Abheben der äussersten Zellschichten bewirken. Mit zunehmendem Alter werden die Hohlräume unter dem Chlorenchym kleiner. Das lockere Rindenparenchym älterer Stengel zeigt bisweilen Risse. Zwischen den offenen, kollateralen Leitbündel bildet ein interfaszikuläres Kambium neue, kleine Leitbündel. Ueber den Leitbündeln differenzieren sich einige Zellen zu Sklerenchymkappen aus. In den Kanten des jungen Stengels fallen zylindrisch angeordnete, enge, starkwandige Zellen auf, welche später in zwei gegenüberliegenden Ecken zu Sklerenchymbündel werden, in den andern beiden Flügeln zu Leitbündel mit Sklerenchymkappen (Photos 16 und 17).

1.8.2. Erste Spuren von Einstichen

Je zwei Imagines *E. decipiens*-Weibchen wurden auf ein 1 cm langes Stück Stengel begrenzt (Figur 2) für 1, 2, 3, 6, 9, 12, 15 und 18 Tage. Nach Ablauf der Versuchszeit stellte ich von den jeweiligen Stengelstücken und den dazugehörigen Kontrollstengeln ohne Tiere, respektive den Stengelstücken unter- und oberhalb des Käfigs, Längs- und Querschnitte her, frische und in Paraffin eingebettete.

Nach 24 Stunden Saugzeit sind mit Safranin rot gefärbte, kleine Spuren zwischen Epidermiszellen und in den Kanten im noch nicht ausdifferenzierten, zukünftigen Sklerenchymgewebe zu finden. Diese Speichelspuren habe ich zuerst mit den ebenfalls roten Nucleoli verwechselt oder als Artefakte angesehen. Zeichnet man aber die

Photo 16

Querschnitt durch einen Stengel von *Vicia faba* mit Käfig ohne Zikaden (Kontrolle), Paraffinschnitt 30 μ , Safranin-Fastgreen-Färbung. Strichlänge 0.1 mm.

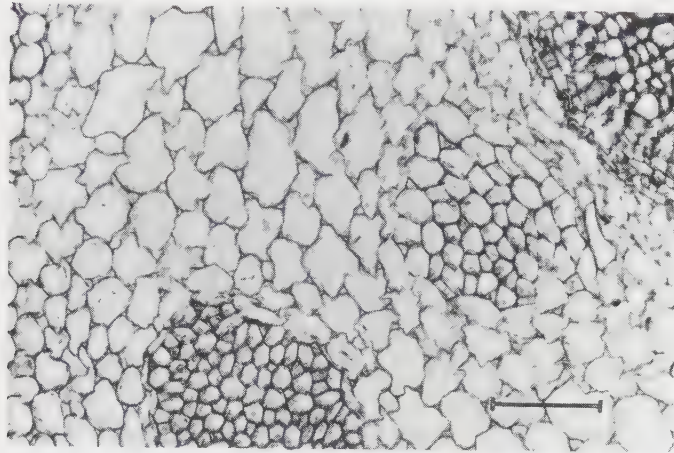
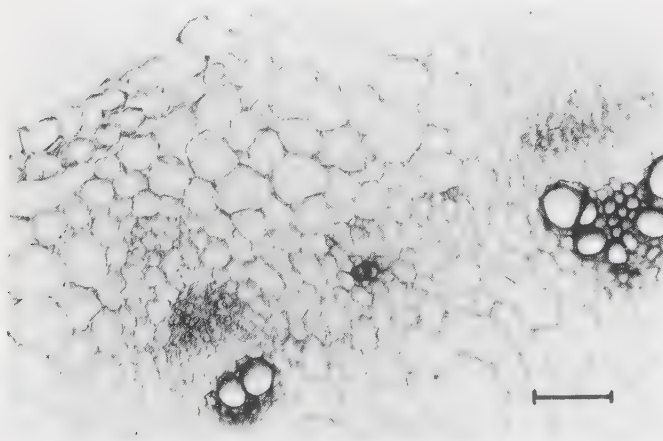


Photo 17

Gefrierschnitt 105 μ in Glyzeringelatine (Kontrolle). Strichlänge 0.1 mm.



roten Spuren von aufeinanderfolgenden Schnitten zusammen, so ergänzen sie sich zu deutlichen Speichelresten. Der Einstich manifestiert sich (bei Figur 8 über 0.14 mm Stengel laufend) durch rote Fleckchen, zerdrückte Zellen und solche, die nicht mehr dicht aneinander grenzen. Mechanisches Durchtrennen der Zellen beim Einführen der Stechborsten könnte zum Schrumpfen der Zellen geführt haben.

Während auf Frischschnitten noch immer kein Schaden zu erkennen ist, erscheint nach 48 oder 72-stündigem Saugen öfter Speichel auf einem gefärbten Präparat, wie Photo 18 zeigt, als ein rotes Netzwerk in und zwischen den Zellen der Kantenverstärkung. Obwohl die Stechborsten in situ vorwiegend intrazellulär einstechen, wie es bei der geringen Biegsamkeit der Maxillen zu erwarten ist, scheinen die Speichelspuren auf den ersten Blick meist interzellulär vorzuliegen. Dabei müssen wir nochmals daran denken, dass *E. decipiens* nicht erstarrte Speichelscheiden hinterlässt, sondern flüssigen Speichel ausscheidet, der sich in den Interzellularen ausbreiten kann (vgl. Kapitel 1.7.3.).

Die Frage, warum nicht ins Phloemgewebe gestochen wird, beantworten Messungen: Die Strecke von der Epidermis bis zum ersten Xylemelement ist nach 3 Tagen Versuchszeit 0.47-0.56 mm, die am weitesten eingestochenen Maxillen vermochten jedoch nur 0.41 mm weit ins Gewebe vorzudringen.

Die zweite Frage lautet: Warum sticht *E. decipiens* gerade ins zukünftige Kantensklerenchym? Es könnte sich beim Festhalten am senkrechten Stengel eine bevorzugte Saugstellung ergeben, bei welcher der Rüssel ins Kantengewebe eingestochen würde. Es gibt aber ebenso viele Saugstellen über den ganzen Stengel verteilt, nur wird im Rindenparenchym wahrscheinlich fast kein Speichel benötigt, so dass wir die Einstiche oft anhand zerstörter Zellen ohne Rotfärbung identifizieren müssen (Figur 9).

Erst nach 12tägiger Saugzeit treten Einstiche bis ins Phloemgewebe auf, weil durch zerstörte Zellen zuerst die Interzellularräume im Rindenparenchym zusammenfallen, viele Zellen des lockeren Verbandes kollabieren (Photo 28), bis die Strecke von der Epidermis bis zum Phloem im befallenen Abschnitt

Figur 8

Zwei Imagines von *Empoasca decipiens* an 1 cm Stengel von *Vicia faba*, 24 Stunden. Der Einstich führt zu der Gruppe kleiner Zellen in der Stengelkante (zukünftiges Sklerenchym). Schwarz gezeichnet sind die mit Safranin rot gefärbten Speichelspuren, schraffiert sind die Zellwände der äussersten, zum Teil zerdrückten Zellen und die Hohlräume am Ende des Einstiches.

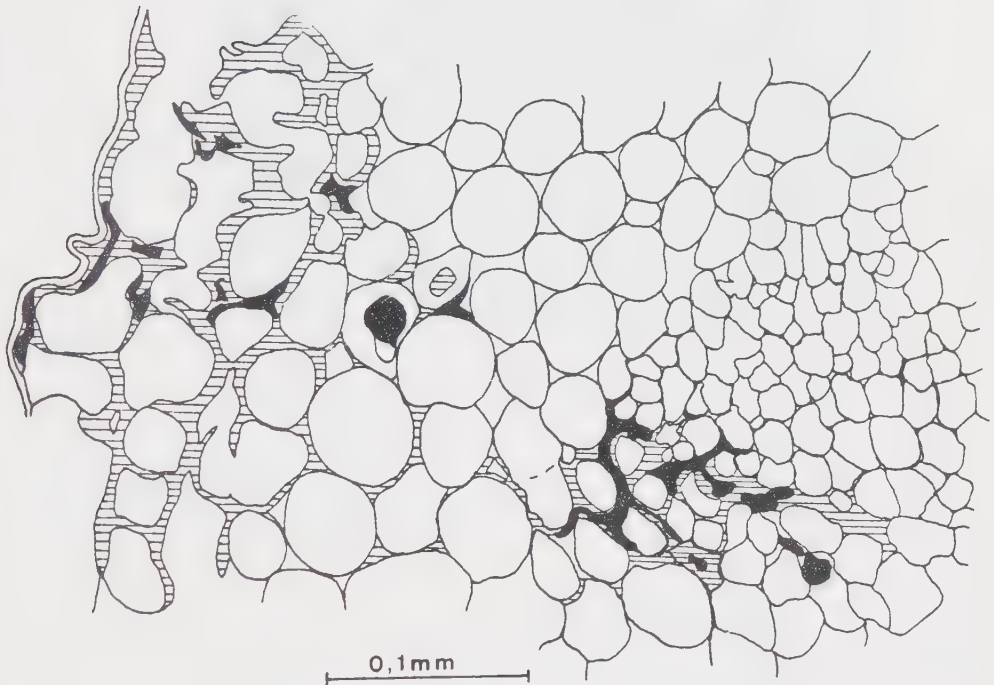
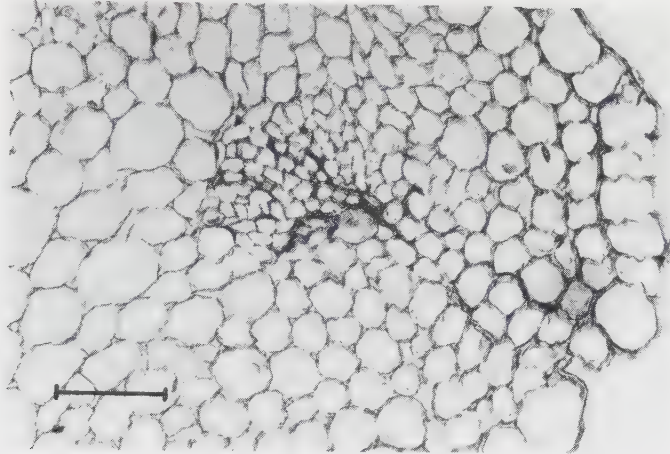
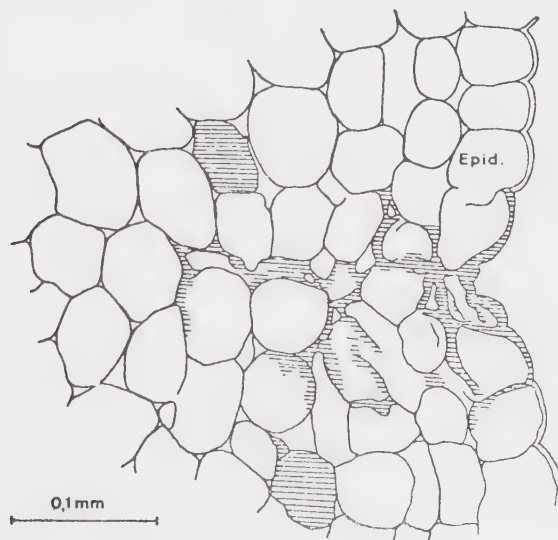


Photo 18 2 *Empoasca decipiens* 48 Std. Stengelkante.
Speichelspuren schwarz.
Strichlänge 0.1 mm

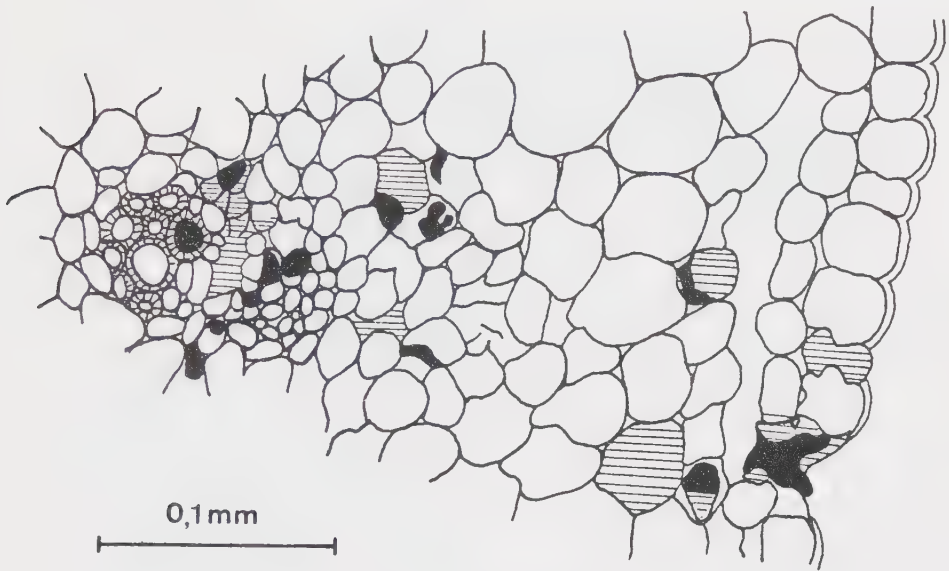


Figur 9 2 *Empoasca decipiens* 48 Std. Einstich
ohne Rotfärbung.



Figur 10

2 *Empoasca decipiens* 24 Std. an einem Stengel der kleinen Sorte *Vicia faba* "Ackerperle".
Schwarze (safraninrote) Speichelspuren und schraffierte, geschädigte Zellen. Aus drei aufeinanderfolgenden Schnitten (je 25 μ) zusammengezeichnet.



Figur 11

2 *Empoasca decipiens* 72 Std.

Stengelquerschnitt, kleine Sorte *Vicia faba* "Ackerperle",
mit schwarz gezeichneten Speichelspuren beim Einstich (zer-
rissene Epidermis) und im geschädigten Phloem.



nur noch ca. 0.23 mm beträgt, trotz des Wachstums der ganzen Pflanze.

Um den Zikaden die Möglichkeit anzubieten, schneller das Leitbündel zu erreichen, habe ich dieselbe Versuchsreihe mit der kleinwüchsigen *Vicia faba*-Sorte "Ackerperle" durchgeführt. Tatsächlich konnte ich schon nach 24 Stunden Spuren bis zu den Leitbündeln beobachten (Figur 10), nämlich rot gefärbte Speichelspuren, Zellen mit rotem oder grünem (Safranin-Fast-green-Färbung) Inhalt, was auf Schädigung durch Speichel oder Verletzung schliessen lässt. Lebten die beiden Imagines drei Tage lang im Käfig, so ist das Phloemgewebe schon teilweise in Unordnung geraten, die Zellen zerrissen (Figur 11).

1.8.3. Versuchsdauer von 6 und mehr Tagen

Im Laufe der sechstägigen Saugzeit werden die roten Spuren im Stengel der Sorte "Ackerperle" zu Ansammlungen von braun-roter Farbe in der Phloemgegend (Photo 19). Auch in ungefärbten Schnitten zeigen sich Zellen mit bräunlichem Zellinhalt. In den folgenden Versuchstagen wächst der Schaden am Gewebe. Zellen mit bräunlichem, zum Teil körnig strukturier-tem Inhalt dehnen sich in die durch zusammenfallende andere Zellen entstandenen Lücken (Photo 20). Jetzt saugt *E. decipiens* im Phloemgürtel des Stengels. Es bilden sich eigentliche Speichelkanäle (Photo 21), die äusseren Rindenparenchymschichten dagegen erleiden keine weitere Zerstörung. Die Xylemelemente bleiben intakt und das Kambium liefert eine Art Wundkal- lus. Dieses lockere Füllgewebe (Photo 22) wird von den Zikaden als Nahrungsquelle gemieden, denn die älteren Zellen bieten eine reichere Nahrung.

E. decipiens ist eine *Empoasca*-Art, die uns immer wieder täuscht. Die gut untersuchte *Empoasca fabae* hinterlässt definierte, tubusförmige Speichelscheiden neben unregelmässigen, bräunlichen Aggregaten in der Gegend der Maxillarspitzen und sticht gezielt ins Phloem, sogar in Zellkulturen. *E. decipiens* dagegen lebt für Generationen auf den Blättern und lässt die Blattnerven, obwohl sie in Reichweite liegen, ausser acht. Zwingen wir *E. decipiens* am Stengel zu saugen, verhält sie sich wie ein Phloemsauger sobald sie das Leitgewebe erreichen kann, und gibt auch mehr flüs- sigen Speichel ins Stengelgewebe ab als vorher ins Blatt. Tubusförmige Speichelscheiden kann *E. deci- piens* nicht produzieren.

Photo 19

2 *Empoasca decipiens* 6 Tage, kleine Sorte *Vicia faba* "Ackerperle".

Strichlänge 0.1 mm

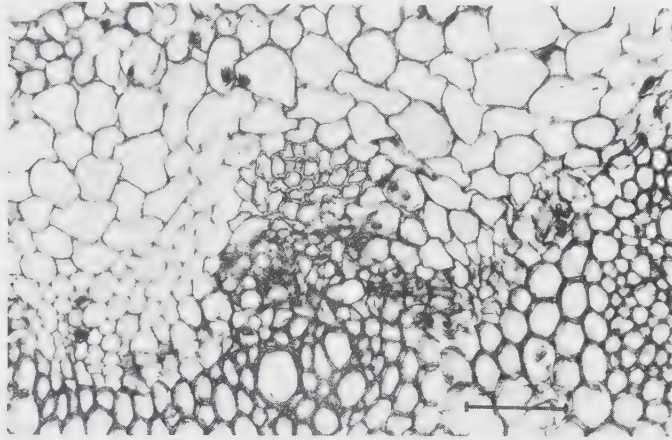


Photo 20

2 *Empoasca decipiens* 9 Tage, kleine Sorte *Vicia faba* "Ackerperle", Färbung mit Resorcin.

Strichlänge 0.1 mm

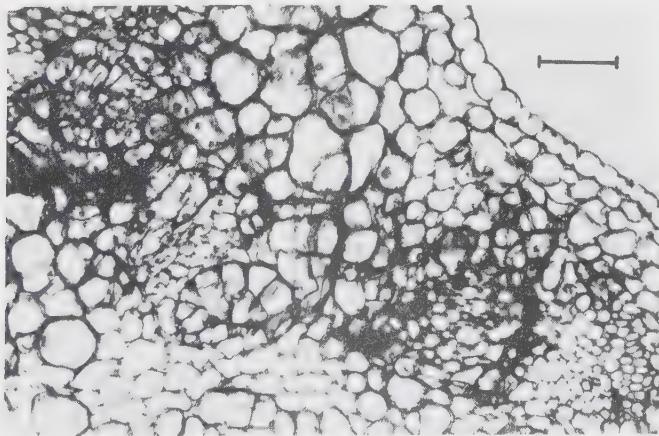


Photo 21 2 *Empoasca decipiens* 12 Tage, kleine Sorte Vicia faba "Ackerperle", Färbung mit Resorcin.

Strichlänge 0.05 mm

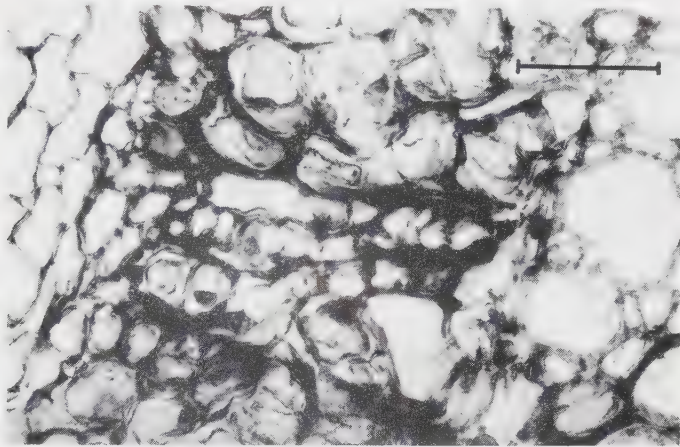
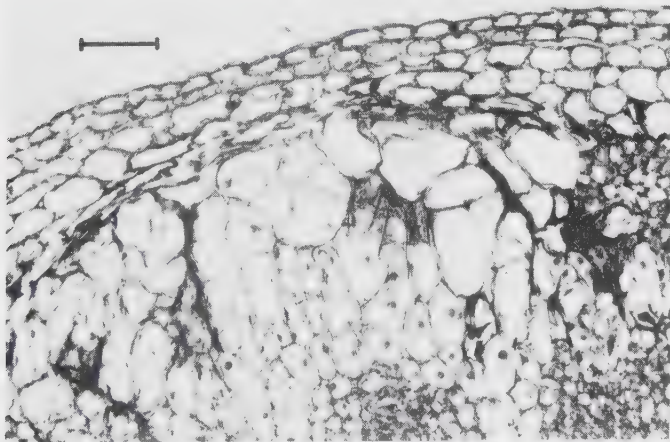


Photo 22 2 *Empoasca decipiens* 18 Tage, kleine Sorte Vicia faba "Ackerperle", Färbung mit Safranin-Fastgreen.

Strichlänge 0.1 mm



1.9. Veränderungen des pflanzlichen Gewebes im Laufe der Saugzeit

FrISChe Einstiche manifestieren sich nur durch mechanisch auseinandergedrückte oder durchstochene Zellen. Die ersten mit Safranin hellrot anfärbbaren Speichelspuren (Figur 8) lassen sich mit Nadelstichen imitieren. Eine feine Insektennadel mit 0.28 mm Durchmesser ist um einiges gröber als die Maxillen mit 0.007 mm. Trotzdem sind am Rand des mit der Nadel durchgetrennten Stengelgewebes von *Vicia faba* nach einer gewissen Autolysezeit mit Safranin rot gewordene Spuren zu sehen (Figur 12), welche denjenigen des Zikadeneinstiches gleichen. Die Pflanzensauger verursachen zwar viel schwächere Verletzungen, die Spuren sind jedoch meist grösser als bei nur mechanischer Verletzung. Eine geringe Speichelabgabe könnte die bei der Verletzung eintretende Bildung toxischer Phenole verstärken.

Als erste Anzeichen einer Schädigung treten im Längsschnitt nach 72stündiger Versuchszeit neben intakten Phloem- und Parenchymzellen zerstreut solche mit rot verfärbten Querwänden auf (Kontrolle Photo 23, Photo 24 nach 72 Std. Befall). Ganz mit Safranin gefärbte Zellen erscheinen noch später, nach 6tägiger Saugzeit (Photo 26).

Im Längsschnitt fallen nach 6 Tagen Zellen mit körnigem, anfärbbarem Inhalt, grösseren Zellkernen und braun-roten Zellwänden auf. Es sind Hohlräume entstanden, wo die Zellwand schrumpft (Photo 25). In einem Frischschnitt nach 10 Tagen Befall sind die Wände kollabierter Zellen gelb-braun (Photo 28). Eine Verkorkung (Nachweis mit Sudan IV) konnte ich nicht feststellen. Wahrscheinlich tragen eher Phenoloxidasen die Verantwortung für die Braunfärbung. Zellen mit gefärbtem, teils plasmolysiertem Inhalt und grossen Zellkernen werden bei steigender Versuchszeit immer häufiger (Photo 27).

Ähnliche Symptome wurden auch bei alternden Zellen beschrieben. Junge Zellen haben runde Nucleoli, alte dagegen unregelmässige und vergrösserte (Rudzinska 1951). Die Kutikula von Rotiferen wird bei alten Tieren weniger durchsichtig, granulär und schrumpft (Strehler 1962).

Der Zellinhalt stirbt in den Winkeln der Zellen und ergibt mit Safranin eine braun-rote Färbung (Photo 29). Die Deutung der granulösen Zellsubstanzen (Photo 30, S. 59) ist noch unklar. Kloft (1960) beschrieb, dass beim Saugen der Tannenlaus durch die Verletzung induziert eine gesteigerte

Figur 12 Nadelstich ins Stengelgewebe, 48 Std. später
fixiert. Schwarz sind die roten (Safranin)
Spuren gezeichnet, schraffiert die grünen
(Fastgreen), verletzten Zellen.

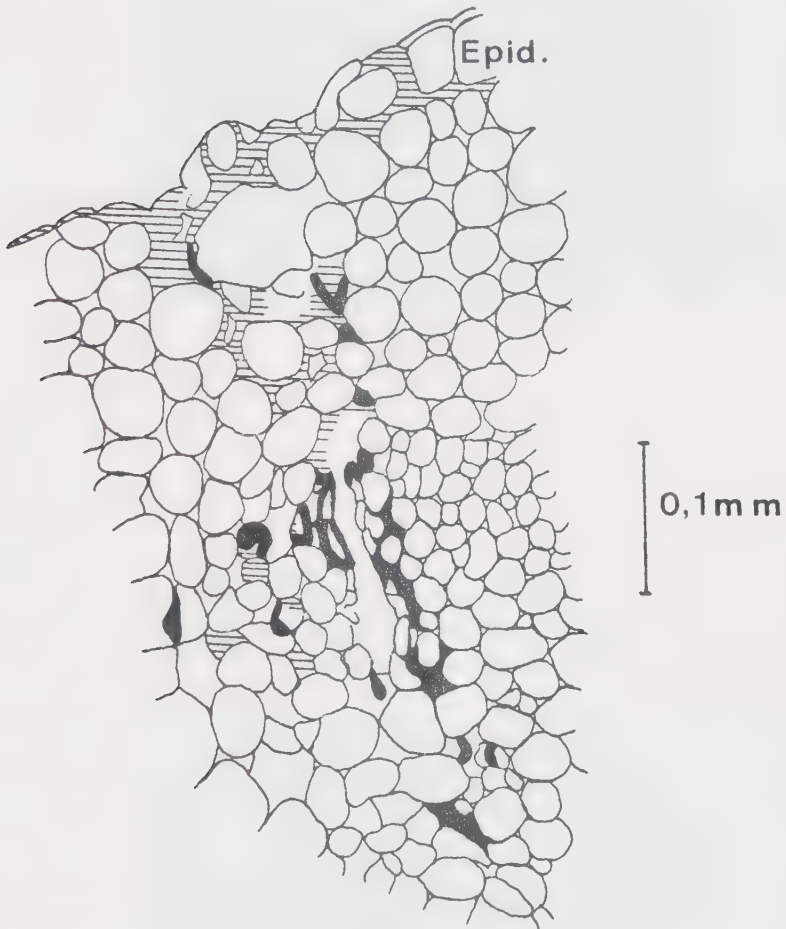


Photo 23

Längsschnitt durch einen gesunden Stengel von *Vicia faba*. Strichlänge 0.1 mm

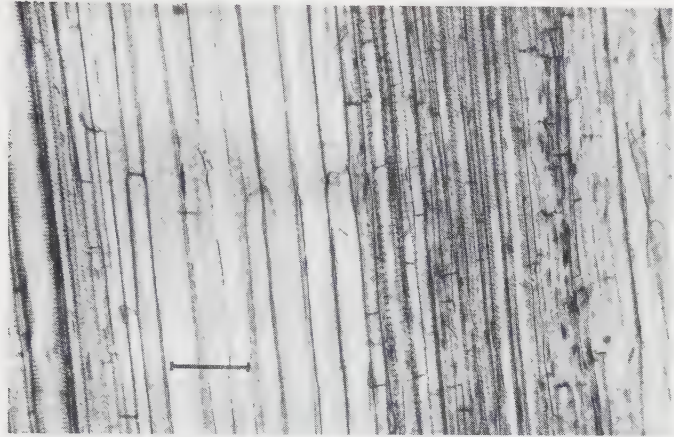


Photo 24

Längsschnitt eines Stengels mit Befall von *Empoasca decipiens* 72 Std.

Mit Safranin gefärbte Querwände sind auf der Photo schwarz. Strichlänge 0.05 mm

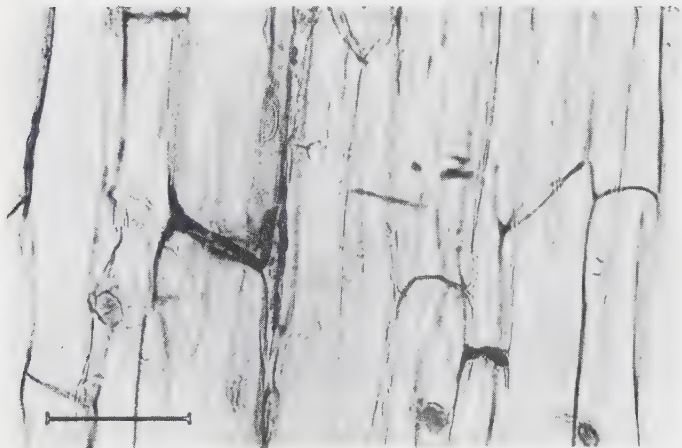


Photo 25

Stengellängsschnitt, 2 *Empoasca decipiens* 6 Tage.
Strichlänge 0.05 mm

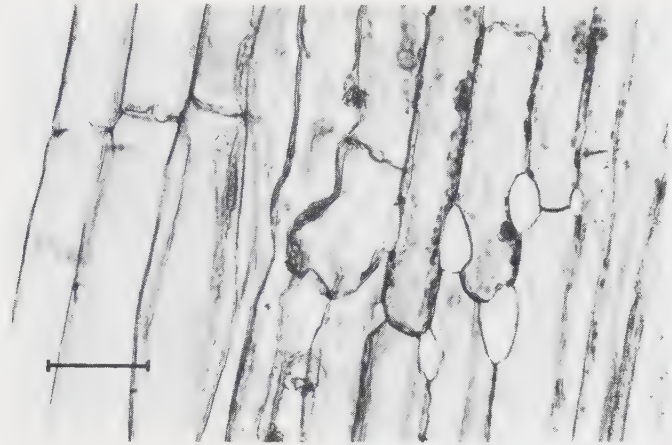


Photo 26

Stengelquerschnitt, 2 *Empoasca decipiens* 6 Tage.
Strichlänge 0.05 mm

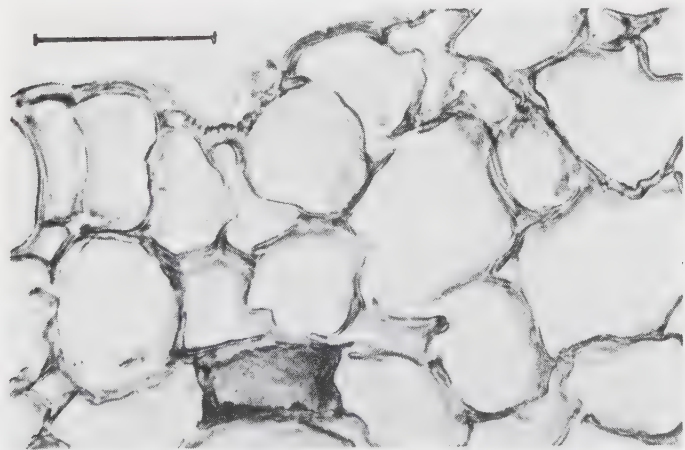


Photo 27

Stengelquerschnitt, 2 *Empoasca decipiens* 9 Tage.
Strichlänge 0.05 mm

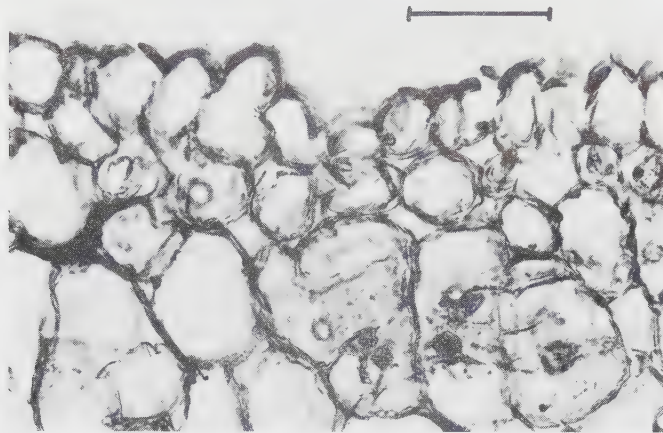


Photo 28

Gefrierschnitt, 75 μ , ungefärbt, Stengel be-
fallen von 2 *Empoasca decipiens* 10 Tage.
Strichlänge 0.1 mm

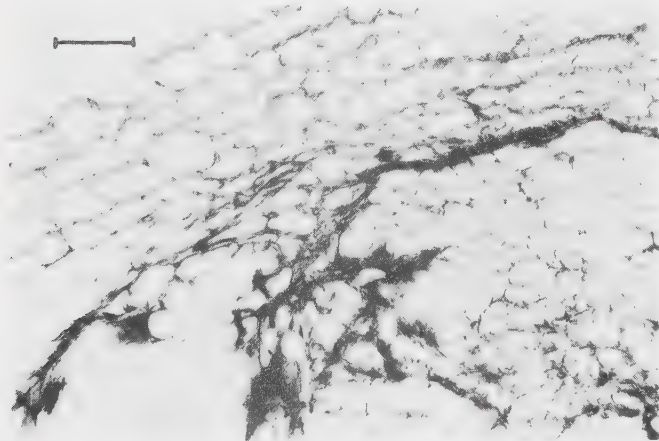


Photo 29 Längsschnitt durch ein Stück Stengel von *Vicia faba*, an welchem 2 adulte *Empoasca decipiens* 15 Tage lang saugten.

Strichlänge 0.1 mm

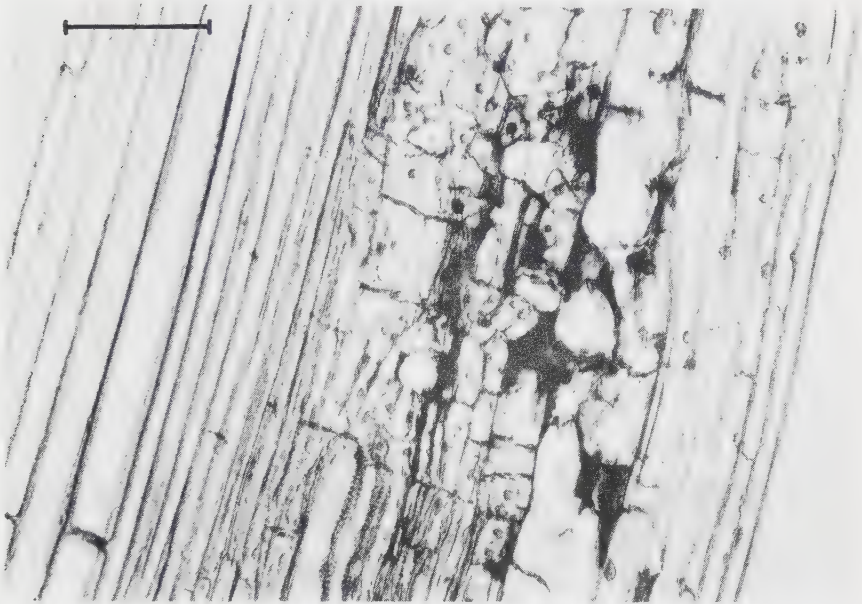


Photo 30 Stengellängsschnitt, 2 *Empoasca decipiens* 15 Tage.

Strichlänge 0.05 mm

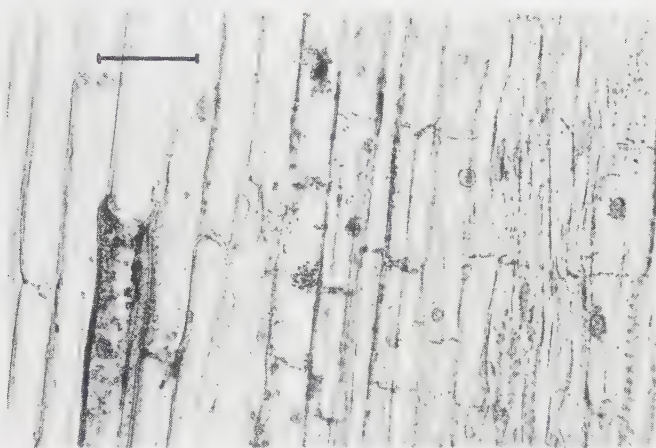
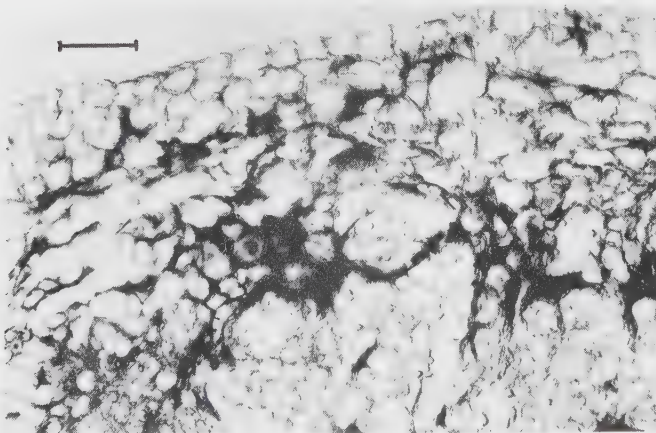


Photo 31 Stengelquerschnitt, ungefärbt, 2 *Empoasca decipiens* 18 Tage.

Strichlänge 0.1 mm



Tätigkeit der Zellen und Substanzeinlagerungen stattfinden, gefolgt von irreversibler Degeneration. Diese mit Bromphenolblau anfärbbaren Zellen zeigten also auch beginnende Zytolyse. Kloft gelang es mit injizierten Aminosäuren Übergrosse Zellen, wie sie zum Beispiel im Schnitt der Photo 27 auftreten, zu erzeugen. Da aber *E. decipiens* nicht kontinuierlich Speichel absondert, dürften die wahrscheinlich im Speichelsekret vorhandenen Aminosäuren in zu geringer Konzentration vorliegen.

Ein stark befallenes Stengelstück zeigt im ungefärbten Querschnitt (Photo 31) nicht mehr organisiertes Gewebe und dünnwandige Kalluszellen, welche sich in die durch sterbende Zellen entstehenden Lücken schieben. Die braune Färbung stammt allein von der Pflanze, denn der Speichel selber ist farblos. Im entsprechenden mit Safranin-Fastgreen gefärbten Schnitt mischen sich die braun-roten Autolyseerscheinungen mit den Speichelresten (Photo 22).

Das Kambium beginnt lockeres Gewebe zu liefern, sobald die Einstiche bis ins Phloem vorstossen. Das ist eine Verwundungsreaktion mit abnormen Zellteilungen (Photos 28 und 29). Werden Phloemgefäße blockiert, so akkumulieren sich Photosyntheseprodukte. Dadurch entstehen Verdickungen oberhalb der Saugstellen von Phloemsaugern. Bei *E. decipiens* ist nichts dergleichen zu beobachten. Das Stengelgewebe ober- und unterhalb der Käfige ist vollkommen normal.

Einige Arbeiten brachten die Zellwucherungen in Beziehung zu Wuchsstoffen. Nuorteva (1956) versuchte im Speichel einiger Homopteren und Heteropteren wachstumsfördernde Substanzen nachzuweisen. Der Erfolg war negativ, insbesondere da auch im Nährpflanzengewebe nur eine äusserst geringe Konzentration vorhanden war. Aus künstlichem Futter aber nahm *Stenodema calcaratum* Auxin auf und gab es via Speicheldrüse tatsächlich wieder ab ohne verminderte Wirkung. Miles (1968) fand, dass in den Speicheldrüsen von Blattwanzen beim pH des wässrigen Speichels markierte 3-Indolessigsäure aus ^{14}C -Tryptophan entstehen konnte. Bestimmte IES-Konzentrationen am richtigen Ort zur richtigen Zeit injiziert, können Tumorbildungen an Pflanzen hervorrufen. Eine andere Möglichkeit der Insekten, auf die Wuchsstoffe der Pflanze einzuwirken, zeigt sich, wenn man bedenkt, dass Monophenole (z.B. Hydroxybenzoesäure) die Aktivität der Peroxydasen, welche Auxin oxydieren, fördern. Ortho-diphenole (z.B. Katechol, Pyrogallol) hemmen diese Enzyme (Thimann 1969). Wenn nun Tyrosin aus der Hauptspeicheldrüse eines Pflanzensaugers

durch die PPO aus der akzessorischen Drüse zu Dopa (Dihydroxyphenylalanin) oxydiert wird (vgl. Kapitel 1.7.2.), so könnte dieses Dopa im Pflanzengewebe zu einem höheren Auxinspiegel führen, indem es als Ortho-diphenol die Oxydation von Auxin hemmt. Vorläufig bleiben aber noch viele Fragen offen über die Entstehung von Zellwucherungen nach dem Einstich gewisser Insekten.

Wenn *E. decipiens* lange Zeit an den Stengeln von Ackerbohnen saugen, wird das befallene Stengelstück bräunlich bis schwärzlich, dünner, und es besteht die Gefahr des Einknickens. Die Pflanze jedoch wächst ebenso gut weiter wie die entsprechende Kontrollpflanze. Höchstens das Blattpaar unterhalb des Käfigs wird schneller gelb. Diese Tatsache ist nur möglich, wenn das Funktionieren des Transportsystems der Pflanze noch gewährleistet ist. Die Xylemelemente bleiben intakt. Ich habe nachgewiesen, dass keine Kallose gebildet wird (nach Cheadle 1953¹), wie das als Reaktion auf andere Schädlinge vorkommt. Bei extrem langer Saugzeit (55 Tage) bilden sich unterhalb des Käfigs Wurzeln aus, begünstigt durch den Wattepfropf des Stengelkäfigs.

1.10. Wirtspflanzenwahl der Insekten und Abwehrmechanismen der Pflanzen

1.10.1. Auffinden der Pflanzen

Als Menschen mit unserer visuellen Welt, unterstützt durch das bekannte Beispiel der Bienen, denken wir zuerst an ein optisches Erkennen der Wirtspflanzen. Raupen zum Beispiel bewegen sich gegen vertikale Silhouetten. Die Seidenraupe (*Bombyx mori*) sieht gut im grünen und nahen ultravioletten Wellenbereich. Sie bevorzugt grün vor braun als erste grobe Unterscheidung (Schoonhoven 1972).

Von den flüchtigen Substanzen, welche die Seidenraupenlarven anlocken oder zum Fressbeginn anreizen, sind schon viele aufgeklärt (Beck 1965). Chemorezeptoren an Antennen und Mundwerkzeugen von *Papilio Ajax*-Larven unterscheiden ätherische Öle verschiedener Umbelliferen. Eine Antenne besitzt nur 16 Geruchszellen, wobei die einzelnen Zellen verschieden stark und verschieden schnell auf flüchtige Stoffe reagieren. Von 8 Sensilla basiconica an der Spitze des Maxillarpalpus haben 5 die Gestalt kleiner Kegel, die andern sind lochförmig. Vielleicht sind die

Erstgenannten für den Geschmack, die Mulden für den Geruch verantwortlich.

Dass flüchtige Stoffe der Pflanzen zum Auffinden der Wirtspflanzen und oft auch für die Entwicklung der Insekten wichtig sind, zeigen verschiedene Beispiele: Für den Käfer *Dendroctonus pseudotsugae* (Scolytidae) müssen zwei Faktoren vorhanden sein, um ihn anzulocken: Geruchsstoffe frisch geschlagenen Holzes und ein von weiblichen Käfern abgegebenen Duftstoff, der sich vermutlich mit den pflanzlichen Substanzen verbindet (Mc Mullen 1962). Ein Produkt der Eichenblätter bringt das Weibchen der Motte *Telea polyphemus* dazu, Pheromone abzugeben, welche ihrerseits Männchen anziehen (Osborne 1972).

Andere Geruchsstoffe dienen der Pflanze zur Abwehr gegen den Insektenfrass. Cumarin zum Beispiel lockt den Rüsselkäfer *Listroderes costirostris obliquus* an, verhindert aber gleichzeitig, dass er frisst. Der Baum *Ginkgo biloba* produziert, wenn er verletzt wird, 2-Hexanal, welches Insekten abstösst (Major 1967,).

Es gibt auch Insekten, die keine chemischen Lockfaktoren beantworten. Viele finden ihr Futter zufällig. Kleine geflügelte Insekten werden durch die atmosphärische Turbulenz bis 1500 Meter hoch getragen. Das Landen ist vom Tier nur um einige Zentimeter beeinflussbar (Van Emden 1973). Bei Blattläusen spielt allein die Lichtreflexion eine Rolle, wenn sie landen. Danach testet die Aphide die Pflanze chemisch, lässt sich bei negativem Erfolg wieder von der Luft forttragen oder bleibt auf dem ungeeigneten Wirt, entwickelt sich jedoch schlecht.

1.10.2. Wahl nach dem Geschmack

Es gibt Insekten, denen chemische Sinnesorgane fehlen. Für den europäischen Kornbohrer (*Ostrinia nubilalis*) kommen alle feuchten, rauen Oberflächen als Futter in Frage. Meistens testen die aktiv oder passiv gelandeten Insekten aber die chemische Zusammensetzung der Pflanze, um sie je nach Ergebnis zu akzeptieren oder wieder zu verlassen.

Pflanzensauger, deren Nahrungsquelle die Leitbündel sind, müssen diese zuerst finden. Blattläuse nehmen

beim Einstich kleine Nahrungsmengen auf, welche von den Sinnesorganen geprüft und vielleicht sogar nach negativem Testergebnis wieder ausgestossen werden (Ehrhardt 1961, Mc Lean 1965). Beim interzellulären Einstich kommen die Stechborsten, wenn sie Plasmodesmen durchtrennen, in Kontakt mit dem Zellinhalt. Auch die Beschaffenheit der Zellwände mag zum Auffinden der Leitbündel beitragen. *Acyrtosiphon pisum* sticht bei einer Nicht-Wirtspflanze nicht ins Phloem, und wenn sie es zufällig erreicht, saugt sie nicht länger dort, weil wahrscheinlich chemische Stimuli fehlen (Mc Lean 1968 a).

Zur Wirtspflanzenwahl aufgrund der chemischen Reize von Nähr- und sekundären Pflanzenstoffen besitzen die Insekten besondere Sinnesorgane. Schoonhoven (1973) beschreibt sie bei Raupen wie folgt: 2 Maxillarborsten mit je 4 Chemorezeptoren berühren beim Fressen die Nahrung. Von diesen Chemorezeptoren sind selten mehr als zwei gleich bei verschiedenen Raupenarten. Sie reagieren quantitativ und qualitativ sehr spezifisch. Zuckerrezeptoren kommen bei allen untersuchten Arten vor. Auch Arten auf derselben Wirtspflanze besitzen verschiedene Auswahlmuster. Trotz vieler Tests ist die Wirkung einer Substanzmischung noch nicht vorauszusagen, weil die Antworten auf die verschiedenen Bestandteile und ihre Konzentrationen einander gegenseitig beeinflussen. Nach dem Entfernen von Antennen und Maxillen haben die Raupen immer noch ein gewisses Wahlvermögen durch die Sinneskegel des Epipharynx, welche das Schlucken kontrollieren mit Salz-Zucker empfindlichen und "Abneigungs"-Zellen.

Die Sinneszellen für Zucker wurden im Laufe der Evolution zu Testzellen für sekundäre Pflanzenstoffe, welche oft Glucoside sind. Die Empfindung für Aminosäuren erschien eine Stufe später im Evolutionsvorgang, entstanden aus der Sensilla, dem Salzrezeptor. Wie wichtig die Funktion der chemischen Sinne ist, hat Waldbauer (1964) mit Raupen ohne Maxillen veranschaulicht. Diese Raupen (*Protoparce sexta*) akzeptierten verschiedene Nicht-Wirtspflanzen mit gleichem Nährwert wie die natürlichen Futterpflanzen. Sie entwickelten sich darauf durchwegs schlecht. Offensichtlich ist nicht nur der verdauliche Anteil einer Pflanze ausschlaggebend, sondern auch die

quantitative Zusammensetzung von Nährstoffen, Vitaminen und unbekannten Faktoren. Die Insekten treffen ihre Wahl ja sogar unter Pflanzen derselben Art nach deren Alter und Wassergehalt, ob sie von Viren befallen sind oder nicht, sowie auf einer Pflanze selber wieder nach dem Alter des Pflanzenteils, nach Sonnen- und Schattenblättern und anderen subtilen chemischen Unterscheidungen.

In den meisten Fällen ist die Reaktion auf Reize genetisch fixiert, doch kann auch eine Gewöhnung auftreten. Werden Blattläuse von einer Diätlösung zwischen Parafilmmembranen zu einer anderen Diät versetzt oder von Pflanze zu Pflanze, saugen sie ruhig weiter. Versetzt man sie von Pflanzen zu Diät oder umgekehrt, brauchen sie viel Zeit zum Umherlaufen und stechen nur wenig ein (Mc Lean 1971).

Oft wird die Entwicklung der Insekten durch die Nahrung geregelt. Der Colorado Kartoffelkäfer legt zum Beispiel mehr Eier, wenn man ihm Lezithin füttert - junge Kartoffelblätter haben denselben Effekt. Die Vermehrung der Blattläuse scheint manchmal mit dem Aminosäuregehalt des Phloemsaftes zusammenzuhängen (Beck 1965). Bei Heuschrecken (*Schistocerca gregaria*) bewirken Gibberelline im Gehirn die Abgabe von Häutungshormonen. Heuschreckenschwärme werden erst nach dem Regen, wenn frisches Futter vorhanden ist, oder bei Gibberellinzugabe geschlechtsreif (Osborne 1973).

Im Pflanzenreich finden wir neben insektenfördernden viele insektenfeindliche Substanzen. Einige Beispiele sind schon identifiziert worden: Benzazole und ihre Analoge bewirken Resistenz in Getreidesorten. In Kohl und Luzerne gelten Salizylsäure und 2-Aethyl-1-Hexanol-Phthalat als Insektenhemmer. Der Pflanzenzüchter sucht nach resistenten Sorten, auch wenn man oft den Grund der Resistenz nicht kennt. Sie kann chemischer oder morphologischer Natur sein (z.B. tiefliegende Leitbündel, Sklerenchymbarrieren).

Betrachten wir die bunte Mischung der untersuchten Spezialfälle von Wirtspflanzenwahl, so können wir daraus nur den Schluss ziehen, dass im Insekten- und Pflanzenreich alle Möglichkeiten anzutreffen sind, von der einfachen Wahl nach nur einer Eigenschaft bis zum komplizierten Reaktionsschema, wo Farbe, Morphologie, Geruchstoffe, Nährstoffe, se-

kundäre Pflanzenstoffe, Lufttemperatur, Feuchtigkeit, Entwicklungsstadium und vielleicht noch einiges mehr eine Rolle spielen. Bei der Erforschung der Wirtspflanzenwahl sind ob dieser Fülle Beobachtungen in der Natur sehr schwierig, und Laborversuche auf einzelne Reaktionen ausgerichtet, sind oft nicht massgebend für das tatsächliche Verhalten im Zusammenspiel aller natürlichen Reize.

1.10.3. Wirtspflanzenwahl der Zikaden

Die einzige, eingehende Arbeit über die Wirtspflanzenwahl von Zikaden schrieb Nuorteva (1952). Er widerlegte wie Day (1952) die aufsehererregenden Versuche von Fife und Frampton (1936), wonach das Phloemgewebe anhand eines pH-Gradienten gefunden würde. Die Zikaden von Nuorteva reagierten individuell, jeden Tag verschieden und saugten sogar an Lösungen mit tödlichem pH-Wert. Die Wahl der Saccharosekonzentration war in den Versuchen von Nuorteva von der Luftfeuchtigkeit abhängig. *Erythroneura alneti* bevorzugte hohe Zuckerkonzentrationen, *Empoasca smaragdula* und *Empoasca flavescens* liebten sie nicht. Alle Arten mieden hohe Salzkonzentrationen und suchten hohe Aminosäurenwerte. Die Zikaden reagierten auf die Farbe des Pflanzenteils, den Nährstoffgehalt, und eventuell auch auf Geruchstoffe. Phloem- und Parenchym-sauger wurden dabei nicht unterschieden.

Bei *E. decipiens* und *E. atropunctata* konnte ich noch weitere Faktoren beobachten: Sie meiden behaarte Pflanzen, insbesondere Drüsenhaare, welche sie mechanisch und chemisch (Klebe- und Giftstoffe) am Umnerlaufen und Einstechen hindern. Eine starke Kutikula, eine Wachsschicht auf der Epidermis, schützt die Pflanzen auch vor Zikadenbefall. Bevor sie einstechen betasten die Zikaden die Oberfläche. Versuchsweise auf *Nicotiana tabacum* gesetzte *E. decipiens* sterben. Wahrscheinlich sind die Nikotin enthaltenden Drüsenhaare (Thurston 1966) daran schuld. *E. atropunctata* entwickelt sich zwar auf *Vicia faba*, hat aber weniger Nachkommen als zum Beispiel auf Dahlie. Irgendetwas verursacht den kleinen *E. atropunctata*-Larven Schlüpfchwierigkeiten. Es gibt bei den Wirtspflanzen keine klare Trennung von geeignet und nicht geeignet, sondern einen Uebergang von Pflanzen, auf denen die Tiere sofort sterben, zu anderen, worauf sie sich langsam entwickeln, bis zu den Bestgeeigneten.

1.11. Schädigung der Pflanze durch Insekteneier

Für die Eiablage sind die Zikaden noch selektiver als für die Nahrungswahl. So dient den Kleinzikaden meistens eine grössere Anzahl Pflanzenarten als Gastpflanzen (Kapitel 1.1.), während nur wenige Wirtspflanzen sind. Verholzte Arten werden von *E. decipiens* als Nahrung für einige Zeit akzeptiert, eine Vermehrung kann jedoch nie darauf stattfinden, da verholzte Stengel eine wirksame Barriere gegen das Einstechen der Legeröhre sind. Auch für die Eiablage spielen visuelle, taktile und chemische Faktoren eine Rolle. Die Motte *Plutella maculipennis* legt z.B. ihre Eier in eine mit Allyl-isothiocyanat behandelte Nicht-Wirtspflanze, nicht aber in ebenso behandelte Tomaten, welche einen abschreckenden Stoff enthalten (Beck 1965). Es sind also negative und positive, chemische und physikalische Reize beteiligt.

E. decipiens legt ihre Eier in Blattstiele oder in den Stengel von *Vicia faba*, was ihnen eine sichere Entwicklung gewährleistet. Die von *E. atropunctata* in Blattstiele oder Blattrippen gelegten Eier fallen bei stärker geschädigten Blättern mit denselben ab und trocknen im sterbenden Blatt aus. Die ersten Eier werden von *E. decipiens* meist in die Kanten des Stengels von *Vicia faba* versenkt. Wahrscheinlich ist diese Stellung für das Insekt am bequemsten. Auch die Pflanze erleidet von diesen Eiern den kleinsten Schaden. Bei der Eiabgabe in die Seitenflächen des Stengels dagegen werden die Leitbündel beschädigt. Im Gegensatz zu den Mundwerkzeugen zerstört der Legestachel auch die Xylemelemente. Photo 33 zeigt eine Legeröhre in situ. Dünnwandige, grosse Zellen füllen den durch die Eiablage entstandenen Hohlraum bis dicht ans Ei heran rasch aus und spenden so dem Ei Schutz und Feuchtigkeit. In einer Serie Schnitte ist deshalb zuerst das Wandgewebe zu sehen (Photo 32 bei zwei Einstichen links), in den folgenden Schnitten erscheint der Embryo. Beim Löwenmaul (*Antirrhinum majus*) werden die kleinen Miniermotten-Larven (*Liriomyza pictella*) oft vom Wundgewebe tödlich zerdrückt. Der Extremfall einer Wundreaktion ist die Bildung von Gallen, induziert durch die Eiablage. Gallen können nur bei wenigen Pflanzengruppen entstehen: zumeist an Eichen (85 %), ausserdem an Kompositen (7 %) und Rosen (7 %) (Southwood 1973).

Beim Einstich der Legeröhre ist stark rot oder braun-rot (Safranin-Färbung) verfärbtes Gewebe (Photo 33) zu sehen.

Photo 32

Empoasca decipiens mit eingestochener Legeröhre im
Stengel von *Vicia faba*. Es sind 3 Embryonen und 2
Eihöhlen (→) sichtbar.

Strichlänge 0.5 mm.

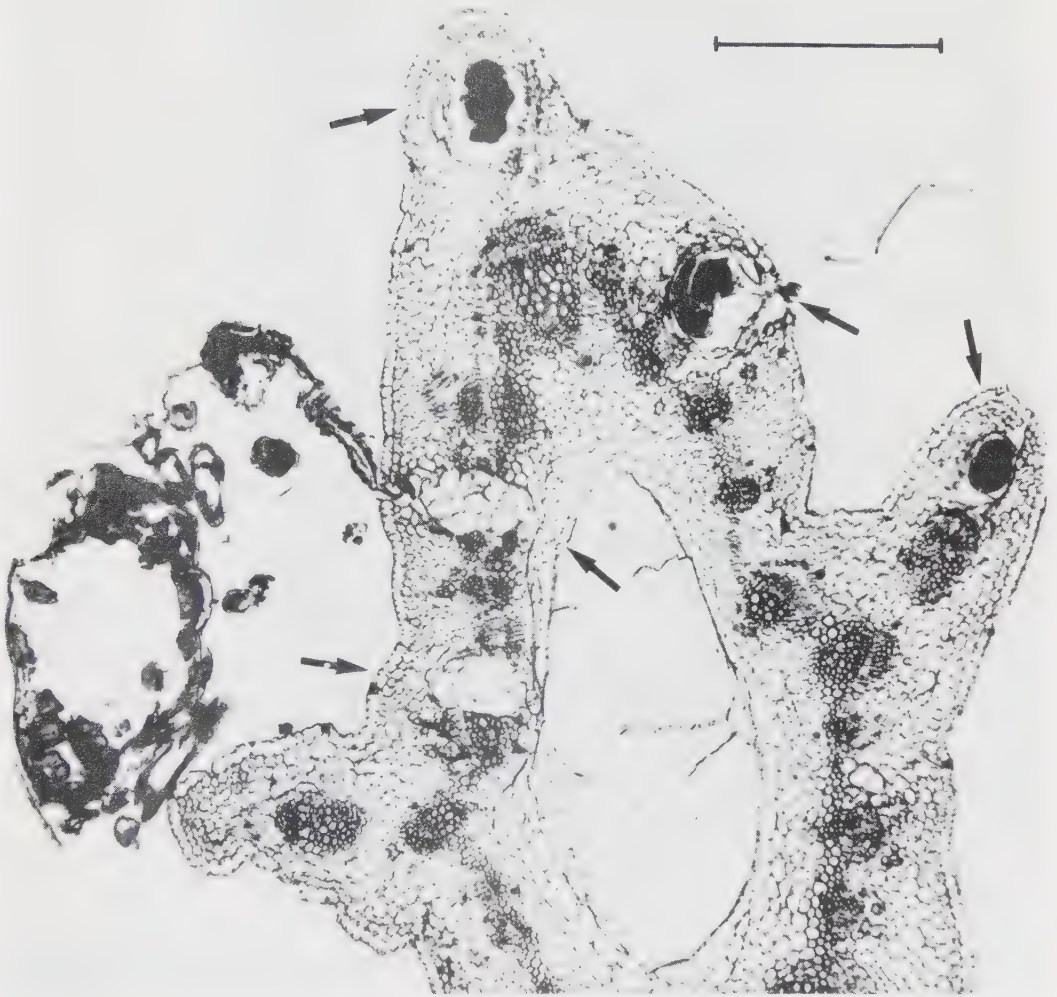
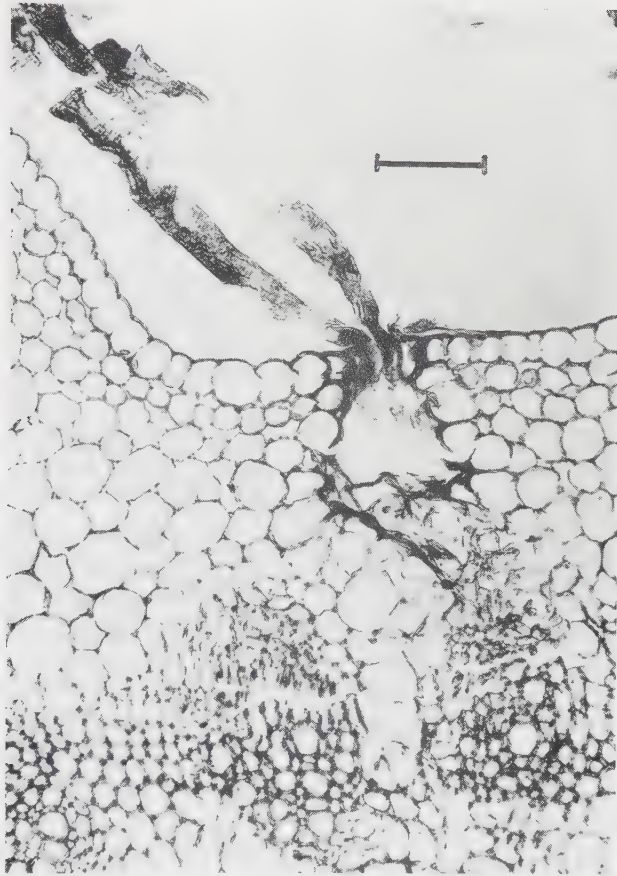


Photo 33

Legeröhre in situ. Das Gewebe ist rot-braun verfärbt
(auf der Photo schwarz).
Strichlänge 0.1 mm.



Die mechanische Verletzung allein kann dafür nicht verantwortlich sein, wie es Nadelstiche zeigen (Kapitel 1.9.). Vermutlich wird bei der Eiablage ein eiweisshaltiges Sekret abgegeben, das dieses Schadbild verursacht.

Photo 32 zeigt die seltene Situation, wo 5 Eier auf demselben Stengelquerschnitt getroffen sind. Drei Embryonen stehen in verschiedenen Entwicklungsstadien. Das *E. decipiens*-Weibchen mit der eingesenkten Legeröhre ist in dieser Stellung gestorben; darum konnte sich schon das Kallusgewebe bilden.

1.12. Koevolution von Pflanzen und Insekten

Die Beziehungen der Zikaden zu ihren Wirtspflanzen, die komplizierte Nahrungsaufnahme, Wirtspflanzenwahl und Entwicklung sind das Produkt einer mindestens 300 Millionen Jahre dauernden Koevolution von Insekten und Pflanzen.

Die Grundeigenschaften der Angiospermen und der Insekten ergänzen sich. Die Mobilität der Insekten ist zur Bestäubung und Verbreitung der Pflanzen wichtig, deren Autotrophie als primärer Energielieferant der Tiere.

Im System der Insekten ist die Ernährung von totem oder zerfallendem Material am häufigsten verbreitet. Sie ist in der Evolution das Primäre. Darmsymbionten auch höher entwickelter Insekten sind wahrscheinlich von dieser Tatsache herzuleiten. Am zweithäufigsten ist die räuberische Lebensweise, während pflanzliche Nahrung nur von höher entwickelten Insekten verwertet werden kann.

Pflanzenfressende Insekten brauchen viel mehr Futter um gleichviel Körpermasse aufzubauen wie Räuber. Die stoffliche Zusammensetzung der Pflanzen variiert stark und auch die Insekten brauchen je nach Entwicklungsstadium verschiedene Nahrung. Bestimmte Aminosäuren, Vitamine und Sterole, von denen die Insektenarten nur einzelne verwenden können, sind Minimumfaktoren. Ueber die Heteropteren, welche ursprünglich Räuber oder Pilzfresser sind, geht die Entwicklung zu den Homopteren. Als reine Pflanzensauger sind die letzteren hochentwickelte Pflanzenparasiten. Sie haben sich an die Minimumstoffe angepasst durch grössere Nahrungsaufnahme, Wirtswechsel, Symbionten (via Eier an die neue Generation weitergegeben), entsprechende Entwicklungszyklen und Dauerstadien.

Die Pflanzen haben im Laufe der Jahrtausende ihrerseits Abwehrmechanismen gegen die Insekten entwickelt. Manche kei-

men früh im Frühling, wenn die Aktivität der Schädlinge noch durch die Kältestarre verhindert ist. Physikalischen Schutz bieten Haare, solche mit Hakenbildung oder Drüsenhaare, Kutikula, Harz, Silikate und andere kristalline Ausscheidungen. Die chemische Abwehr oder Toxizität ist noch weiter verbreitet: Alkaloide, Betaine, Glucoside, Tannine, Flavonoide, Öle und organische Säuren wirken tödend oder abhaltend. Einzelne Pflanzen besitzen dem Häutungshormon ähnliche Sterole (z.B. Taxaceen) oder den Juvenilhormonen verwandte Substanzen. Ebenso reduzieren fehlende Nährstoffe das Wachstum der Insekten (die dazugehörigen Literaturangaben finden sich bei Southwood 1973). Es gibt aber auch Insekten, die eine Resistenz gegen gewisse pflanzliche Toxine entwickelt haben, sie als Erkennungsmerkmal der Pflanze verwenden oder gar als eigene Verteidigung gegen Insektenräuber (Rothschild 1973).

Weniger hoch entwickelte Insektengruppen leben am Boden. Für die phytophagen Tiere besteht das Problem, wie sie haften können und sich vor dem Austrocknen durch die Konvektion auf den Blättern schützen. Auch gegen diese Schwierigkeiten gibt es verschiedene Abhilfen. Die Ausbildung der Tarsen verhindert das Abgleiten. Gegen das Austrocknen bieten Chitintteile und Tracheensystem einen wirksamen Schutz. Die Eier werden vom Insekt in Pflanzenteile versenkt, sind in einzelnen Pflanzen von Gallgewebe umwachsen, durch Wachs- (Cocciden) oder Schaumauscheidungen (Schaumzikaden) eingehüllt, vom Schild des Weibchens (Schildläuse) geborgen. Die viviparen Blattläuse umgehen das Problem des Haftens und Austrocknens der zarten Eier und Larven am elegantesten.

2. Physiologische Untersuchungen

2.1. Einfluss der Zikaden auf den Chlorophyllgehalt der Blätter

2.1.1. Einleitung

Blätter, an denen *E. decipiens* oder *E. atropunctata* saugten, zeigten typische Muster weisser Punkte (Photo 4). Das Eindringen der Stechborsten zerstörte mehr Zellen als die zur Nahrungsaufnahme angestochenen. Darum war der Chlorophyllverlust der Blätter grösser als er vom Energiebedarf der Zikaden her zu erwarten wäre (vgl. Kapitel 2.2.2.; Figur 14). Ein Einstechen in den Stengel war in den Käfigen (Photo 1) unmöglich, während Einstiche in ganz feine Blattnerven zu Austrocknungserscheinungen beitrugen. Die grossen Blattnerven wurden nicht angestochen. Die befallenen Blätter zeigten keine Gelbfärbung. Die kurze Versuchszeit schloss das Schlüpfen von Larven aus, und einzelne, gestorbene Tiere wurden sogleich durch neue ersetzt. Klarsichtfolie und Grösse des Käfigs sorgten für nahezu natürliche Lichtverhältnisse und genügend Bewegungsfreiheit für die Insekten.

Die Blattfarbstoffe von *Vicia faba* und anderen Pflanzen wurden dünnschichtchromatographisch getrennt, die einzelnen Banden im Photospektrometer gemessen und die Maxima mit dem Gesamtspektrum sowie den Angaben von Šesták (1971) und Hager (1966) verglichen. Da die Absorptionsbanden für Chlorophyll a und b in demselben Lösungsmittel mit denjenigen von Wintermans (1965 und 1969) übereinstimmten, konnte der Chlorophyllgehalt aus den Absorptionswerten des Gesamtextraktes nach folgenden Formeln berechnet werden:

Wintermans und De Mots (1965)

Chlorophyllbestimmung in 96 %igem Alkohol

$$(1) \text{ mg/l Chlorophyll a} = 13.70 A_{665 \text{ nm}} - 5.76 A_{649 \text{ nm}}$$

$$(2) \text{ mg/l Chlorophyll b} = 25.80 A_{649 \text{ nm}} - 7.60 A_{665 \text{ nm}}$$

$$\begin{aligned} (3) \text{ mg/l Chlorophyll a + } &= 6.10 \text{ A } 665 \text{ nm} \\ \text{Chlorophyll b} &+ 20.04 \text{ A } 649 \text{ nm} \\ (4) \text{ mg/l Chlorophyll} &= 25.1 \text{ A } 654 \text{ nm} \\ (a + b) & \end{aligned}$$

Der Gesamtgehalt des Chlorophylls darf nach Formel (3) oder (4) berechnet nur sehr wenig verschieden sein.

Nach Ablauf der Versuchsdauer bestimmte ich den Chlorophyllgehalt jedes befallenen und unbefallenen Blattpaares, seine Blattfläche, sein Frischgewicht und das Trockengewicht pro Blattfläche bei einer weiteren Serie Kontrollpflanzen (vgl. Methoden, Kapitel 5). Gleichzeitig wurden auch die Chlorophyllmenge und das Gewicht des auf dem Käfigboden gesammelten Zikadenkotes gemessen. Die Grösse der Versuche und die jahreszeitliche Staffelung waren durch die Zucht von *E. decipiens* bedingt. Da sich *E. atropunctata* viel schwächer vermehrte, gelang es nur einmal, genügend junge Imagines gleichzeitig für einen Käfigversuch zu erhalten. Die Chlorophyllbestimmung jener Blätter war leider nicht möglich.

2.1.2. Experimentelle Ergebnisse

Versuchsreihe A

Pflanzen, normal in der Erde gewachsen, ergeben bei 14tägiger Versuchszeit keine von Serie B gesichert verschiedenen Werte.

Versuchsreihe B

6 Stengelstücke mit Blattpaaren, in Nährlösung eingestellt und im Käfig ohne Zikaden.

Versuchsreihe C

6 Stengelstücke mit Blattpaaren, im Käfig mit geflügelten *E. decipiens*.

In allen Käfigen erhielten die Blattpaare Nummern von 1-6 im Uhrzeigersinn.

Tabelle 1 zeigt als Muster den gesamten Chlorophyllgehalt pro cm² Blattfläche bei befallenen (Reihe C) und unbefallenen Blattpaaren (Reihe B). Die Mittelwerte des Chlorophyllgehaltes bezogen auf Frisch-

gewicht, Trockengewicht und Blattfläche sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Die Differenz der Mittelwerte $\bar{x}_B - \bar{x}_C$ muss $\geq$ dem Grenzwert lsd (englisch: least significant difference) sein, damit die Mittelwerte beider Streuungen mit $P (0.05)$ voneinander verschieden sind.

Tabellen 1 und 2 siehe nächste zwei Seiten.

2.1.3. Streuungen

Die Daten der Tabellen wurden mit einem Computerprogramm für doppelte Streuungszerlegung statistisch ausgewertet. Der F-Test gibt uns Auskunft, mit welcher Sicherheit zwei Streuungen verschieden sind. Die Unterschiede zwischen den Streuungen der Käfige 4, 5 und 6 sind gesichert, das heisst die Umwelteinflüsse wirken sich ziemlich stark auf den Chlorophyllgehalt von *Vicia faba* aus. Vom Wetter abhängige Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen sind im Gewächshaus unvermeidlich. Die künstliche Belichtung mit Fluoreszenzlampen kann dem sommerlichen Langtag nicht gleichkommen und die Zikaden vermehren sich nicht immer gleich gut, was sich wiederum auf die Nahrungsaufnahme auswirken kann.

Die grösseren Unterschiede in der Versuchsreihe C rühren davon her, dass die Tiere nicht alle Blattpaare gleich stark besaugten. Auch die Kontrollblätter sind nicht alle gleich intensiv grün, obwohl sie gleich alt, vom gleichen Internodium, gleich ernährt und belichtet sind.

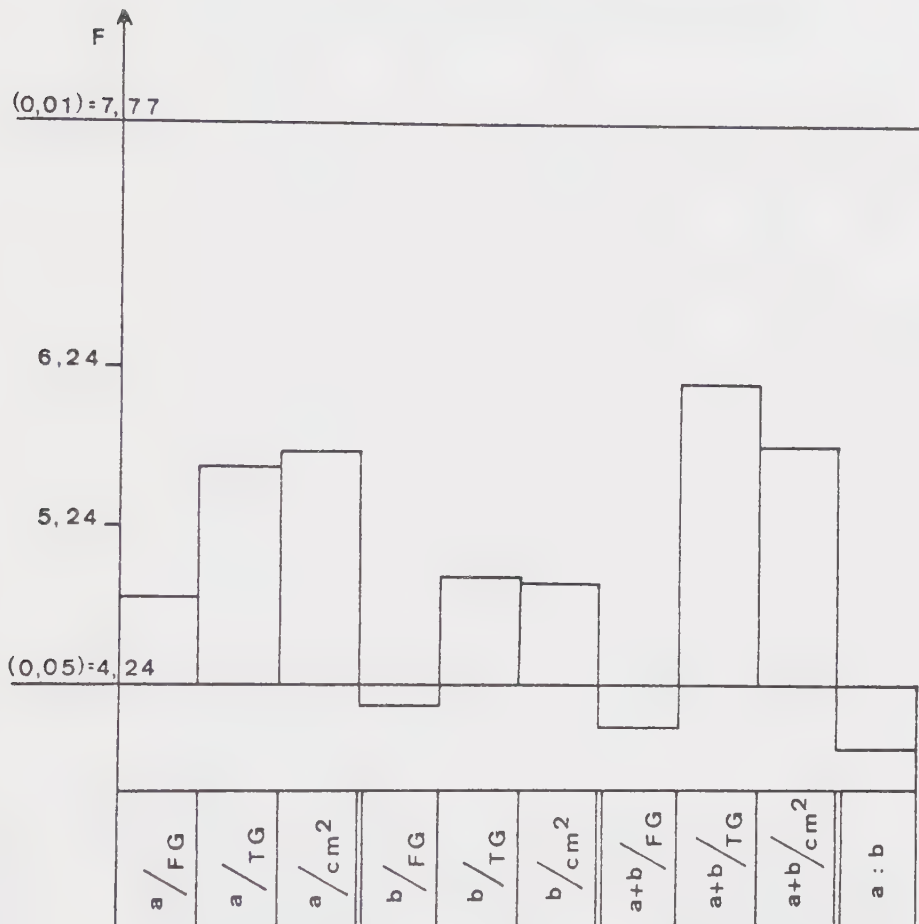
Wichtiger für meine Untersuchungen ist die Sicherheit für den Unterschied des Chlorophyllgehaltes zwischen befallenen und unbefallenen Pflanzen desselben Versuches (Figur 13). Der F-Test zeigt, dass in Bezug auf die Blattfläche der Verlust an Gesamtchlorophyll sowie Chlorophyll a und b einzeln am besten gesichert ist, obwohl die Blattfläche durch das Eintrocknen des Gewebes an stark besaugten Stellen ein wenig kleiner sein kann. Die Abnahme des Chlorophyllgehaltes bezogen auf die Trockensubstanz der Blattpaare ist auch gesichert, während Austrocknungserscheinungen das Frischgewicht so stark verringern, dass der Chlorophyllanteil pro Gramm Frischgewicht bei den Blättern der Serie C

Tabelle 2 Mittlerer Chlorophyllgehalt befallener (C)
und unbefallener (B) Blattpaare

		$\bar{x}_B$	$\bar{x}_C$	$\bar{x}_B - \bar{x}_C$	lsd
mg Chlorophyll a	pro g Frischgewicht	0.882	0.716	0.166	0.157
"	" " Trockengewicht	10.05	7.62	2.43	2.12
"	" " cm ² Blattfläche	0.192	0.015	0.177	0.004
mg Chlorophyll b	pro g Frischgewicht	0.469	0.383	0.086	0.087
"	" " Trockengewicht	5.25	4.05	1.20	1.12
"	" " cm ² Blattfläche	0.0100	0.0077	0.0023	0.0021
mg Chlorophyll (a+b)	pro g Frischgewicht	1.414	1.120	0.294	0.304
"	" " Trockengewicht	15.77	11.89	3.88	3.22
"	" " cm ² Blattfläche	0.030	0.022	0.008	0.006
Chlorophyll a : Chlorophyll b		1.921	1.850	0.071	0.075

Figur 13

Der F-Test gibt die Sicherheitsgrenze an, für welche die Mittelwerte der Chlorophyllgehalte befallener Blätter von denjenigen unbefallener Blätter verschieden sind.



nur ganz knapp oder gar nicht gesichert kleiner ist als bei der Kontrollserie B. Das Verhältnis der Chlorophylle a und b ändert sich erwartungsgemäss nicht, seine Streuung ist nicht gesichert.

2.1.4. Berechnung des Schadens an den Ackerbohnenblättern durch den Befall von Empoasca decipiens

In Tabelle 3 ist der Chlorophyllverlust der Bohnenblätter, den die im Käfig lebenden Zikaden verursachen, dargestellt. Im Käfig Nr. 2 lebten zum Beispiel 27 Imagines *E. decipiens* während 10 Tagen (Kolonne A). Die ihnen zur Verfügung stehende Blattfläche betrug 172.82 cm² (Kolonne B). Aus dem zugehörigen Kontrollkäfig liess sich die Menge Chlorophyll pro cm² gesunde Blattfläche als Mittelwert von 6 Messungen berechnen. Dieser Mittelwert ergibt mit der totalen Blattfläche multipliziert im Beispiel des Käfigs Nr. 2 6.50 mg Chlorophyll insgesamt ohne Zikadenschaden (Kolonne C). Die Summe des pro Blattpaar bestimmten Chlorophylls (a + b) im Käfig Nr. 2 beträgt aber, dezimiert durch die Zikaden, nur 5.09 mg (Kolonne D). Der Chlorophyllverlust ist 1.41 mg (Kolonne E), das sind 21.6 % des ursprünglich vorhandenen Chlorophylls (Kolonne F) oder 5.20 µg pro *E. decipiens* und Tag (Kolonne G). Dieses Chlorophylldefizit entspräche dem Chlorophyllgehalt von 37.37 cm² gesunder Blattfläche (Kolonne H), das heisst im Käfig Nr. 2 zerstörten die *E. decipiens* 37.37 cm² Blattfläche, was pro Imago im Tag 0.14 cm² ergibt (Kolonne I).

Ich habe beim entsprechenden Kontrollkäfig die Beziehung des Chlorophyllgehaltes pro mg Trockensubstanz der Blätter ermittelt. Der Chlorophyllverlust wäre im Käfig Nr. 2 einem totalen Trockensubstanzverlust von 71.02 mg gleichzusetzen (Kolonne K), nämlich 0.26 mg pro Tier und Tag (Kolonne L). Der effektive Verlust ist kleiner, da trotz der leeren Zellen und kollabierten Zellwände keine Löcher im Blatt entstanden sind. Der grösste Teil ist für die Pflanze jedoch verloren, da sie das Zellwandmaterial toter Zellen nicht wieder verwerten kann.

Cummins gibt 1971 pro g Trockensubstanz des oberirdischen Teiles von *Lespedeza*-Pflanzen 4438.8 cal an. Vergleicht man die kalorischen Werte verschiedener, krautiger Pflanzen, so sind sie wenig verschieden

Tabelle 3

Chlorophyllverlust der Blätter (Erklärungen im Text)

* = *Empoasca decipiens*

A	B	C	D	E	F	G	H	I	K	L	M	N
Käfig	BF tot.	Chl. ohne	Chl. mit	Chlorophyllverlust		zerstörte BF		Trockensubstanzverlust		Energieverlust		
Nr.	cm ²	mg	mg	mg	%	µg/*Tg	cm ²	cm ² /*Tg	mg	mg/*Tg	cal	cal/*Tg
2 27* 10 Tg	172.82	6.50	5.09	1.41	21.62	5.20	37.37	0.14	71.02	0.26	315.26	1.17
4 28* 14 Tg	176.47	5.86	4.74	1.12	19.18	2.87	33.85	0.09	64.47	0.16	286.18	0.73
5 29* 15 Tg	227.35	5.16	3.13	2.03	39.28	4.66	89.31	0.21	132.78	0.30	589.38	1.34
6 31* 14 Tg	209.93	6.95	5.91	1.04	15.01	2.40	31.50	0.07	58.15	0.13	258.12	0.60
$\bar{x}$						3.78		0.13		0.22		0.96

mit Ausnahme von einzeln gemessenen Früchten. Der Kalorienverlust ist für die Ackerbohnenblätter eines Käfigs in Kolonne M eingetragen, jeweils pro *E. decipiens* und Tag in Kolonne N.

Im Mittel zerstört eine *E. decipiens* jeden Tag 0.13 cm² Blattfläche und entzieht der Pflanze dabei 3.78 µg Chlorophyll, etwa 220 µg Trockensubstanz, was ca. 0.96 cal gleichkommt. Während Heteropteren mit der Wahl des befallenen Pflanzenteils und ihren Speichelenzymen oft grossen Schaden anrichten, sind die Homopteren eher als hoch entwickelte Parasiten zu betrachten. Der Schaden, den sie anrichten ist relativ klein und wird erst gross, wenn äussere Bedingungen eine übermässige Vermehrung der Blattsauger gestatten.

Der Verlust der Blätter ist im Käfig Nr. 5 am grössten. Wie sich nach Versuchsabbruch herausstellte, haben die Weibchen in diesem Käfig besonders viele Eier gelegt und waren deshalb im Stadium der grössten Nahrungsaufnahme. Die Eier schädigten zusätzlich das pflanzliche Gewebe. Es wurden für die Käfige möglichst nur Weibchen verwendet; Männchen sind kurzlebiger und hätten öfter ersetzt werden müssen.

Alle Rechnungen sind vierstellig ausgeführt worden, die Schlussergebnisse auf zwei Stellen gerundet.

2.2. Kalorienverbrauch der beiden Zikadenarten und Verluste der Pflanzen

2.2.1. Kalorienbedarf von der Atmung her betrachtet

Der Sauerstoffbedarf von je 5 Imagines wurde am Mikrorespirometer während 2 Stunden in viertelstündlichen Abständen abgelesen. *E. decipiens* lebt 2-18 Stunden ohne zu saugen, *E. atropunctata* eher weniger lang. Diese Zeiten sind stark abhängig vom Alter, Geschlecht und Ernährungszustand des gefangenen Insektes, von der Aussentemperatur und der Feuchtigkeit. Die Zikaden haben die Messzeit immer überlebt. Der O₂-Verbrauch (Methoden Kapitel 7) wurde umgerechnet auf einen Druck von 760 mm Hg und eine Temperatur von 20 °C. Wir können die Schwankung der Atmungsrate beim Insekt, obwohl auch sie temperaturabhängig ist (Kenneth 1967), vernachlässigen, wenn die Messungen bei 19.5 bis 21 °C durchgeführt werden.

Tabelle 4

O₂-Verbrauch einer Zikade bei 760 mm Hg und 20 °C

Versuch Nr.	1 Imago E. decipiens ($\bar{x}$ von 5 Imagines)				1 Imago E. atropunctata ($\bar{x}$ von 5 Imagines)			
	$\mu\text{l O}_2$ / Std.	$\mu\text{l O}_2$ / 24 Std.	cal/ Std.	cal/ 24 Std.	$\mu\text{l O}_2$ / Std.	$\mu\text{l O}_2$ / 24 Std.	cal/ Std.	cal/ 24 Std.
1	0.694	16.645	0.00325	0.0779	1.278	30.669	0.00598	0.1436
2	0.836	20.045	0.00403	0.0966	0.860	20.640	0.00404	0.0966
3	0.766	18.379	0.00359	0.0861	1.076	25.820	0.00504	0.1255
4	0.663	15.912	0.00310	0.0767	1.166	27.991	0.00546	0.1311
$\bar{x}$	0.739	17.745	0.00349	0.0843	1.095	26.280	0.00513	0.1242

Zur Berechnung der entsprechenden Kalorienzahlen dient die Gesamtgleichung für die aerobe Oxydation von Glucose, in der man den Kaloriengewinn bei Standardbedingungen mit 675 cal/ Mol ansetzt. Mit einem Milliliter Sauerstoff können folglich im Kohlehydratabbau 4.682 cal frei werden bei 760 mm Hg und 20 °C (Tabelle 4).

Wir dürfen annehmen, dass die Zikaden die notwendige Energie vorwiegend aus der Verdauung von Kohlehydraten beziehen. Ehrhardt untersuchte 1962 die Zusammensetzung des Siebröhrensaftes von *Vicia faba*. Der N-Gehalt löslicher Stickstoffverbindungen beträgt 3.8 - 5 % der Saccharosekonzentration, der Gehalt an Proteinstickstoff muss kleiner als 0.1 % sein. Bei eigenen Analysen von Blattextrakt ist der Saccharosegehalt ungefähr 1 % des Frischgewichtes, die freien Stickstoffverbindungen nehmen etwa einen Zehntel des Saccharosegewichtes ein.

2.2.2. Kalorienbedarf von der Exkretion her betrachtet

Den Zikadenkot sammelte ich auf Glasplättchen, welche ich unter stark befallene Pflanzen legte, täglich auswechselte und sofort tiefkühlte. In den geschlossenen Grosskäfigen andererseits fiel der Kot auf den durch die Blätter beschatteten, dunklen Käfigboden, welcher mit Saranwrapfolie ausgekleidet war.

Da die Exkremente beider Zikadenarten sofort austrocknen, ist bei diesen Bedingungen ein Abbau durch Mikroorganismen oder ein Verlust des Chlorophylls klein. Die Zusammensetzung des Kotes wird in den folgenden Kapiteln (2.3. - 2.5.) besprochen.

Tabelle 5 zeigt den Chlorophyllgehalt des Zikadenkotes in den Kolonnen D, E und F. Das Verhältnis der Chlorophylle a : b ist im Kot (Kolonne D) oft kleiner als in den befallenen Blättern (Kolonne C). Es gibt zwei mögliche Erklärungen dafür: 1. Chlorophyll a wird im sauren Milieu, das im Darmtrakt herrschen könnte, schneller angegriffen als Chlorophyll b, und 2. setzt im älteren Kot ein Abbau der Pigmente ein, wobei sich auch das Verhältnis a : b verkleinert.

Das Gewicht der sehr kleinen Kotmengen ist schwierig zu bestimmen (Tabelle 5, Kolonne B), kann doch die Folie schon im Moment des Wägens je nach Luftfeuchtigkeit

schwerer werden. Von den 15-35 % Chlorophyllverlust der Blätter (Tabelle 3) finden wir im Exkrement der Zikaden etwa einen Zehntel (Tabelle 5, Kolonne E). Das Verhältnis der Chlorophyllmenge im Kot zum Chlorophylldefizit der Pflanze ist nicht konstant. Der Chlorophyllverlust kommt offensichtlich nicht nur durch das Aussaugen chlorophyllhaltiger Zellen zustande.

Singh und Shukla haben 1973 im Exkrement des Käfers *Aulacophora foveicollis* Lucas auch Chlorophyll nachgewiesen und daraus geschlossen, dass es nicht verdaut werde. Vorsichtiger möchte ich vorerst nur behaupten, ein Teil der Blattpigmente passiere die Zikaden unversehrt. Zuerst muss man die Mengenverhältnisse betrachten. In Tabelle 5 sind die dem ausgeschiedenen Chlorophyll zugehörigen Werte der Trockensubstanz in Kolonne G eingetragen. Sie wurden aus den durchschnittlichen Bezugsgrößen von Chlorophyllgehalt pro mg Trockensubstanz in den entsprechenden Käfigen berechnet. Die Kalorien (Tabelle 5, Kolonne H) ergeben sich wiederum aus dem Wert 4438.8 cal pro Gramm Trockengewicht (vgl. Kapitel 2.1.4.).

Die aus der Chlorophyllausscheidung berechnete Kalorienaufnahme liegt bei *E. decipiens* tatsächlich in derselben Größenordnung wie diejenige, welche sich aus dem Sauerstoffverbrauch ergibt (Figur 14). Der Mittelwert der aus den Exkrementen berechneten Kalorien (0.102 cal/*E. decipiens* Tag) ist um wenig höher als der via Atmungsmessung erhaltene (0.0843 cal/*E. decipiens* Tag). Es muss jedoch noch ein Korrekturfaktor angebracht werden, nämlich die im Kot nachgewiesenen Kohlehydrate, die ja nicht verwertet worden sind.

Bei der Gesamtzuckerbestimmung nach der Anthronmethode haben wir folgende μg Glucose-Äquivalente gefunden (vgl. Kapitel 2.4.):

Im Kot von <i>E. decipiens</i> pro Tier und Tag	3.6 μg
Im Kot von <i>E. atropunctata</i> pro Tier und Tag	5.5 μg

was folgenden Kalorienmengen entspricht:

<i>E. decipiens</i> pro Tier und Tag	0.013 cal
<i>E. atropunctata</i> pro Tier und Tag	0.021 cal

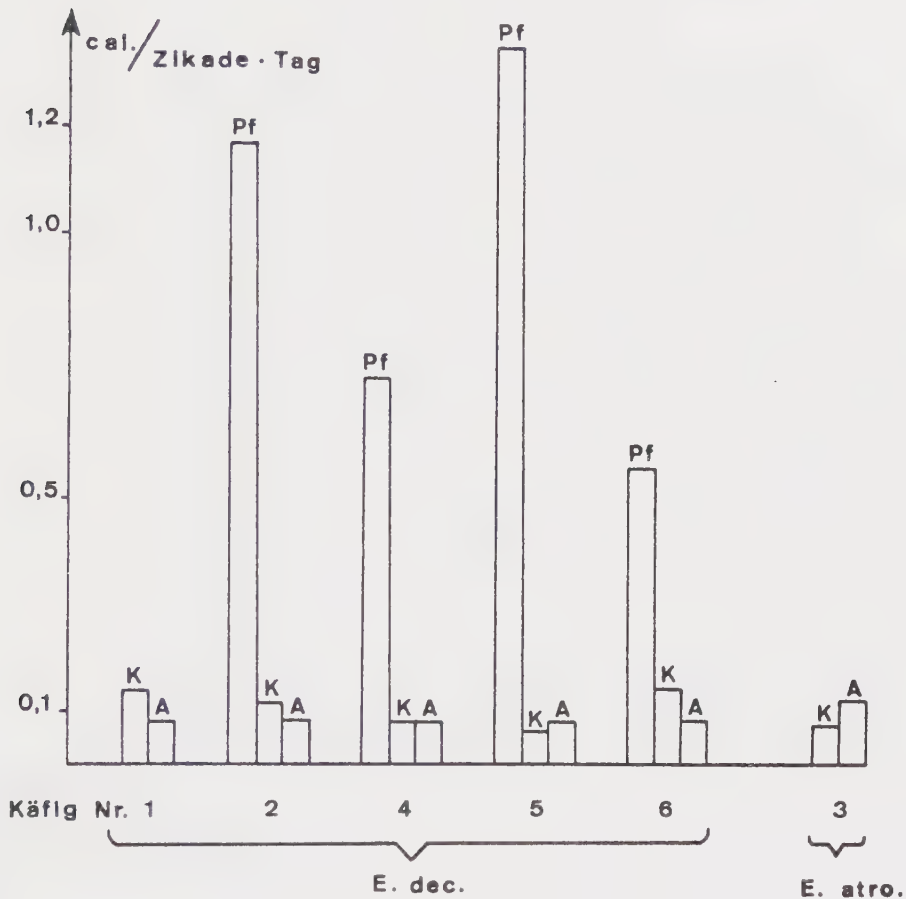
Subtrahieren wir die in Form von Kohlehydraten wieder ausgeschiedenen Kalorien von den aus dem Chlorophyll-

Tabelle 5

Chlorophyllgehalt des Kotes

Käfig	Kotge- wicht	Chl.- verlust der Pflanze	Kot Chl.	% Chl. im Kot (unbef. BF=100%)	Kot Chl./ Tier Tag	TS/ Tier Tag	Energie/ Tier Tag
Nr.	mg.	mg a:b	mg	mg	µg	mg	cal
A	B	C	D	E	F	G	H
1 25 E. dec. 10 Tg 15.8.72	TG 17.1	-	a 0.0976 b 0.0467 a+b 0.1456 a:b 2.09	2.29	0.582	0.032	0.142
2 27 E. dec. 10 Tg 29.8.72	-	a+b 1.405	a 0.0643 b 0.0508 a+b 0.1224 a:b 1.29	1.88	0.453	0.026	0.115
4 28 E. dec. 14 Tg 31.10.72	TG 11	a+b 1.124 a:b 2.09	a 0.0679 b 0.0380 a+b 0.1072 a:b 1.79	3.75	0.273	0.018	0.080
5 29 E. dec. 15 Tg 6.2.73	TG 7	a+b 2.0258 a:b 1.60	a 0.0554 b 0.0380 a+b 0.0934 a:b 1.46	1.81	0.215	0.014	0.062
6 31 E. dec. 14 Tg 19.3.73	TG 10.5	a+b 1.0427 a:b 1.86	a 0.1091 b 0.0758 a+b 0.1958 a:b 1.44	2.80	0.451	0.025	0.112
$\bar{x} =$					0.395	0.023	0.102
3 22 E. atro. 11 Tg 25.8.73	-	-	a 0.0354 b 0.0227 a+b 0.0659 a:b 1.56	0.59	0.272	0.015	0.067

Figur 14 Beziehung zwischen Kalorienverbrauch der Zikaden und
Schädigung der Pflanzen (deren Kalorienverlust)



Pf = Kalorienäquivalent des den Pflanzen pro Zikade und Tag entzogenen Chlorophylls (vgl. Kapitel 2.1.4.).

K = Aus dem im Kot ausgeschiedenen Chlorophyll berechneter Kalorienverbrauch pro Zikade und Tag (Erklärung im Text).

A = Aus der Atmungsrate berechneter Kalorienverbrauch einer Zikade pro Tag (vgl. Kapitel 2.2.1.).

gehalt des Kotes berechneten, so bleiben bei *E. decipiens* 0.089 - 0.101 cal pro Imago und Tag, wobei ein Imago pro Tag durchschnittlich 0.084 cal braucht, wenn man die Atmung misst. Wir können somit sagen, dass *E. decipiens* das Chlorophyll nicht verdaut, da die dem Chlorophyllgehalt im Kot zugehörige Nahrungsaufnahme dem Energiebedarf der Zikade entspricht.

Bei *E. atropunctata* liegt der Chlorophyllwert des Kotes tiefer. Es bleiben nur 0.046 cal pro Imago und Tag nach Subtraktion der in den Kohlehydraten ausgeschiedenen Energie. Betrachten wir die Atmung von *E. atropunctata*: 0.124 cal pro Imago und Tag, so müsste die Nahrungsaufnahme mehr als doppelt so hoch liegen, damit sich aus dem Chlorophyllgehalt des Kotes eine entsprechende Kalorienaufnahme ergäbe wie bei *E. decipiens*. Zwar hat *E. atropunctata* ein etwas grösseres Gewicht (Kapitel 2.2.3.), aber viel höher als bei *E. decipiens* wird die Nahrungszufuhr bei *E. atropunctata* doch nicht liegen. Ich vermute, dass *E. atropunctata* einen Teil des Chlorophylls bei der Verdauung zerstört. Die Seidenraupe verdaut laut Joshida (1955) 41-46 % des Chlorophylls und 29-34 % der Carotinoide. Das Chlorophyll soll durch Öffnung des Porphyrinringes abgebaut werden. Wenn Wiggelsworth (1972) schreibt, die meisten phytophagen Insekten liessen das Chlorophyll unverändert aus dem Darm, so zeigt sich bei *E. decipiens* und *E. atropunctata*, dass der Chlorophyllabbau innerhalb derselben Zikadenfamilie sehr unterschiedlich sein kann.

Leider gedeiht *E. atropunctata* nicht optimal auf Ackerbohnenblättern, und durch die Zuchtschwierigkeiten bedingt, konnten keine Versuche gemacht werden, um Chlorophylldefizit der Pflanze und Kotanalyse in Beziehung zu setzen. Eine gute Erklärung für den geringen Chlorophyll- und höheren Zuckergehalt im Kot von *E. atropunctata* verglichen mit demjenigen von *E. decipiens* wäre ein vermehrtes Anstechen der Blattnerven. Austrocknungserscheinungen treten bei starkem Befall auf. Ein Vergilben, wie es sich bei phloemsaugenden Aphiden zeigt, kann bei *E. atropunctata* dagegen nicht beobachtet werden, und auch das Welken ist selten. Falls nun die *E. atropunctata* in den Leitbündeln saugen würden, wie erklären sich dann die in den Kapiteln 1.3. und 1.4. besprochenen Erscheinungen, welche den Parenchymsauger charakterisieren? Die kleine-

re Chlorophyllmenge deutet also eher auf einen Abbau während der Verdauung hin. Saxena (1954) konnte bei zwei phloemsaugenden Jassiden das Enzym Chlorophyllase nicht nachweisen, wohl aber bei *Empoasca kerri* und *Empoasca devastans*, welche beide vom Mesophyll leben. Dieses Problem wird im Kapitel 2.3. weiter diskutiert.

2.2.3. Vergleiche mit den Energieberechnungen für *Cicadella viridis*, *Eucallipterus tiliæ* und *Megoura viciae*

Empoasca decipiens hat im Mittel folgende Körpergewichte:

♂	FG	0.34 mg	♀	FG	0.55 mg
♀	FG	0.59 mg	♂	TG	0.30 mg

Eupteryx atropunctata sind schwerer:

♂	FG	0.58 mg	♀	FG	0.69 mg
♀	FG	0.81 mg	♂	TG	0.38 mg

Der kleine Unterschied zwischen TG und FG kommt zustande durch die geringe Menge Körperflüssigkeit der kleinen Tiere.

Die Körperlängen der beiden Zikadenarten

Empoasca decipiens: ♀ 3.0 - 3.3 mm
♂ 2.85 mm

Eupteryx atropunc.: ♀ 3.05 - 3.2 mm
♂ 2.95 - 3.0 mm

liegen an der unteren Grenze der von Ribaut (1936) angegebenen Werte:

Empoasca decipiens: ♀ 3.05 - 4.0
♂ 2.8 - 3.2

Eupteryx atropunc.: ♂ 3.15 - 3.75

Die Ursachen mögen geographischer oder jahreszeitlicher Natur sein, für *E. atropunctata* ist zudem *Vicia faba* nicht die ideale Nährpflanze.

Tabelle 6

Energieverbrauch der Zikaden pro mg Körpergewicht

	1 Imago E. decipiens				1 Imago E. atropunctata			
	$\mu\text{l O}_2/\text{Std.}$	$\mu\text{l O}_2/24 \text{ Std.}$	cal Std.	cal 24 Std.	$\mu\text{l O}_2/\text{Std.}$	$\mu\text{l O}_2/24 \text{ Std.}$	cal Std.	cal 24 Std.
/ mg FG	1.345	32.293	0.0064	0.153	1.580	37.922	0.0074	0.179
/ mg TG	2.463	59.150	0.0116	0.281	2.894	69.469	0.0136	0.328

Tabelle 7

Vergleiche des Energieverbrauches

Autor	Jahr	Insekt	Tier, FG	$\mu\text{l O}_2/\text{mg FG}/$ Std.	cal/mg FG/ Tag	Kalorienäqui- valent für 1 ml O ₂
M. Koblet	1973	Emp. dec. Eupt. atro.	0.55 mg 0.69 mg	1.34 1.58	0.15 0.18	4.68
A. Myrcha	1970	Cicadella viridis	♀ 18 mg ♂ 9 mg	0.51 0.59	0.06 0.07	4.89
L. Andrzejewska	1967	Cicadella viridis	♂ 13.6 mg	0.40	0.5-0.6	6.24 cal pro 1 ml Pfl.saft
M. Llewellyn	1971	Aphis tiliae	Alatae 0.49-0.86 mg	1.47-2.5	0.22	4.80
P. Ehrhardt	1962	Megoura viciae	ungeflügelte Virgines 7mg	1.2-1.7	0.13-0.19*	4.68*

* = Kalorienberechnung
durch M. Koblet

Für unsere Kleinzikaden liegt der O₂- und Kalorienverbrauch pro mg Frischgewicht adulter Tiere erwartungsgemäss höher als für die grossen *Cicadella viridis*, deren Kalorienwerte Myrcha (1970) aus der Atmungsintensitätsmessung berechnete. *Aphis tiliae* (Lindenblattlaus) und noch besser *Megoura viciae* kann mit ihrer Grösse mit unseren Zikaden gut verglichen werden, und auch ihr Energiebedarf liegt in demselben Bereich. In der Arbeit von Andrzejewska (1967) stehen keine Angaben über die Herkunft des Atmungswertes. Die ausgeschiedene Kotmenge setzte die Autorin dem aufgenommenen Pflanzensaft gleich, wobei die Annahme von 6 cal pro 1 ml Pflanzensaft sehr niedrig ist. Die Verdunstung von Tier und Kot wird nicht berücksichtigt, und da die phloemsaugenden Homopteren einen stark zuckerhaltigen Kot ausscheiden, hätte die abgegebene Energiekomponente noch subtrahiert werden müssen. Die Atmung der *Cicadella viridis* sowie der Verlust der befallenen Gräser an Trocken- und Frischsubstanz (soweit mit dem Chlorophyllverlust überhaupt vergleichbar) ist niedriger als meine Werte, die Atmung auch noch kleiner als die von Myrcha gemessene. Demnach scheint die Kalorienangabe (pro mg FG der Zikade und Tag) bei Andrzejewska etwa zehnmal zu hoch zu sein.

2.3. Farbe der Zikaden und ihres Kotes

2.3.1. Einleitung

Die Larven und Imagines von *E. decipiens* sind hellgrün gefärbt. Sie scheiden dunkelgrüne Kottröpfchen aus, welche auf das nächst untere Blatt fallen und sofort austrocknen.

E. atropunctata ist als Larve fast farblos und erhält erst als Imago nach dem Schlüpfen die charakteristischen braunen Flecken (Photo 3). Der Kot von *E. atropunctata* ist braun und trocknet auch sofort.

Empoasca flavescens, die im Phloem von Rebenblättern saugt (Vidano 1963), ist schwach gelb gefärbt. Ihre Kottröpfchen sind durchsichtig, farblos und klebrig wie der Honigtau der phloemsaugenden Blattläuse.

Die Phloemelemente enthalten kein Chlorophyll, was bedeutet, dass die beiden Kleinzikaden *E. decipiens* und *E. atropunctata* ihre Nahrung sicher nicht vorwiegend aus Leitelementen beziehen. Trotz der gleichen Nährpflanze ist der Kot der beiden untersuchten Zikaden nicht gleich gefärbt. Die Farbe des Kotes ist im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme und der Verdauung von Interesse. Es wurden auch Zikaden beobachtet, welche ihre Färbung im Herbst ändern: wenn entweder Kurztag oder Herbstfärbung der Blätter fehlt, tritt keine Umfärbung der Tiere ein (Versuche von H. Günthart, unveröffentlicht).

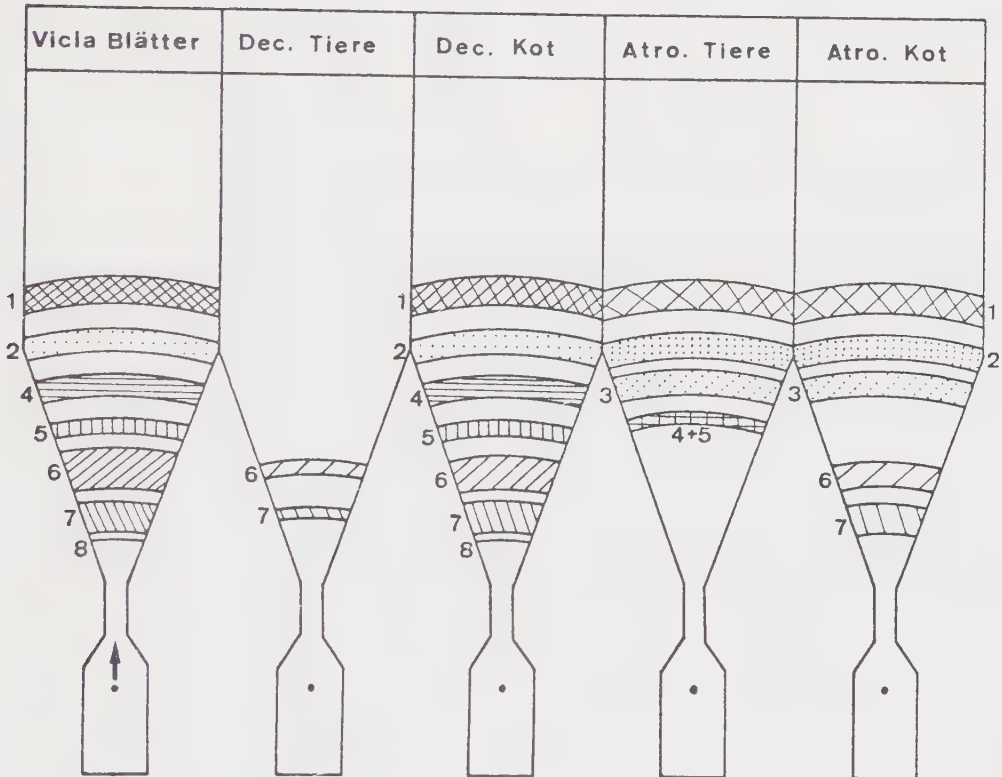
2.3.2. Ergebnisse der Chromatographie

Die dünnschichtchromatographische Trennung des Chloroform- respektive Alkoholextraktes aus Kot, Ackerbohnenblättern und adulten Tieren zeigt dieselben Banden wie die papierchromatographische Analyse. Die getrennten Substanzen sind im Spektrophotometer identifiziert worden (vgl. Methoden Kapitel 6).

Figur 15 zeigt die getrennten Banden Nr. 1-8 auf Papierkeilstreifen:

- 1: Die rötlich-gelben Carotine sind stark vertreten in den Blättern von *Vicia faba* und im Kot von *E. decipiens*, schwach im Extrakt von *E. atropunctata*-Imagines und ihrem Kot.
- 2: Ein Abbauprodukt von Chlorophyll (Phäophytin) ist als grauer Streifen gerade noch erkennbar im Blattextrakt und im Kot von *E. decipiens*. Grau-grün gefärbt tritt es in Erscheinung bei den Extrakten aus *E. atropunctata* und ihrem Kot.
- 3: Ebenfalls ein Phäophytin ist beim Tier- und Kotextrakt von *E. atropunctata* grau-gelb zu erkennen.
- 4: Die leuchtend gelben Xanthophylle des Luteintyps sind in grosser Konzentration im Ackerbohnenblatt- und Kotextrakt von *E. decipiens* vorhanden. Etwas weniger stark finden wir in den genannten beiden Extrakten die Xanthophylle des Violaxanthintyps (Bande 5) vor.
- 4+5 bilden zusammen einen schwachen Streifen beim Extrakt aus *E. atropunctata*-Imagines.

Figur 15 Papierchromatographisch getrennte
Farbstoffe



1 = Carotine
2 = Phäophytine
3 = Phäophytine
4 = Xanthophylle des
Luteintyps

5 = Xanthophylle des Viola-
xanthintyps
6 = Chlorophyll a
7 = Chlorophyll b
8 = Neoxanthin

- 6: Die stärkste Bande, das blau-grüne Chlorophyll a, ist in der höchsten Konzentration im Blattextrakt, nicht ganz so gross im Kot von *E. decipiens*, bedeutend kleiner im Kot von *E. atropunctata* und schwach im Extrakt der *E. decipiens*-Tiere zu finden.
- 7: Für das gelb-grüne Chlorophyll b gilt dasselbe wie für Chlorophyll a.
- 8: Eine sehr schwache beigefarbene Bande ist beim Blattextrakt und Kot von *E. decipiens* zu sehen: Neoxanthin.

2.3.3. Interpretation

Die aufgetrennten Blattfarbstoffe von *Vicia faba* und die Farbstoffe aus dem Kot von *E. decipiens* zeigen genau dieselben Banden. Wiederholungen zu verschiedenen Jahreszeiten mit frischem oder tiefgefrorenem Extrakt, mit bis 15 Tage altem Kot weisen dasselbe Ergebnis auf. Es sind also im alternden Kot kaum mehr Phäophytine entstanden. Offensichtlich verdaut *E. decipiens* keine Blattfarbstoffe, denn sie sind im Kot noch in derselben Zusammensetzung erhalten wie in der Pflanze. Die Menge der Phäophytine ist im *E. decipiens*-Kot ebenso minimal wie im Frischextrakt aus den Blättern.

Im Kot von *E. atropunctata* dagegen dominieren die Abbauprodukte des Chlorophylls, und die Xanthophylle scheinen verdaut worden zu sein. Vom Chlorophyll selber sind dementsprechend nur noch kleine Konzentrationen zu finden. Es könnte ein Abbau im sauren Milieu stattgefunden haben. Die Bestimmung der pH-Verschiebung bestärkt meine Vermutung, dass der Kot von *E. atropunctata* einen sauren pH-Wert hat, derjenige von *E. decipiens* einen basischen. Destilliertes Wasser mit pH 6.4 erreicht nach Zugabe von *E. atropunctata*-Kot pH 5.6, nach Zugabe von *E. decipiens*-Kot dagegen pH 7.5. Der pH-Wert des Pressaftes aus Ackerbohnenblättern liegt bei 6.1. Das Chlorophyll unterliegt im Kot von *E. atropunctata* oder schon im Verdauungstrakt einem Säureabbau, im Darm von *E. decipiens* jedoch wird es kaum angegriffen und bleibt auch im basischen, trockenen Kot noch einige Zeit erhalten.

Obwohl meine auf *Vicia faba* lebenden Zikaden beide ins Parenchym stechen, unterscheiden sie sich wahrscheinlich in der Enzymzusammensetzung des Verdauungstraktes. Saxena fand 1954 im Darm der Zikaden *Empoasca kerri* und *Empoasca devastans* das Enzym Chlorophyllase. Dieses in den grünen Pflanzen vorkommende Enzym spaltet das Phytol ab, und die so aus dem Chlorophyll entstandenen Chlorophyllide sind auch grün aber wasserlöslich. Die Chlorophyllide wären im Alkoholextrakt für die Chlorophyllverlustbestimmungen auch erfasst worden, doch nicht im Chloroformextrakt zur chromatographischen Trennung der Blattfarbstoffe. Bruinsma (1963) schreibt, dass im schwach sauren Milieu das Magnesium aus dem Chlorophyllmolekül dissoziiert und dadurch braune Phäophytine entstehen. Aus der kurzen Mitteilung von Saxena geht nicht hervor, wie die Chlorophyllase wirkte. Es könnte sich vielleicht auch nur um eine Chlorophyllzerstörung im sauren Milieu handeln. Die Phäophytine und der pH-Wert des Kotes von *E. atropunctata* weisen jedenfalls auf diese Möglichkeit.

Die grüne Farbe der *E. decipiens*-Imagines und die braunen Punkte der erwachsenen *E. atropunctata* sind mit Chloroform nicht extrahierbar. Die Chromatogramme der Tierextrakte zeigen also nur die Farbstoffe aus dem Verdauungstrakt. Bei der kleinen Konzentration (Extrakt aus 130 Tieren) ist es verständlich, dass im Chromatogramm der *E. decipiens*-Tiere nur die häufigsten Farbstoffe, nämlich Chlorophyll a und b auftreten. Aus demselben Grunde fehlen die Chlorophylle beim *E. atropunctata*-Tierextrakt ganz. Eine kleine Menge Xanthophylle scheint im Darm der *E. atropunctata* noch vorhanden zu sein, sie sind erst im Kot ganz abgebaut. Es war unmöglich, so viele Zikaden gleichzeitig zu züchten, um auch vom Tierextrakt eine vergleichbare Konzentration zu erhalten. Ein genügend konzentrierter Darmextrakt hätte entweder dieselben Banden gezeigt wie der Kotextrakt, oder darauf hingewiesen, welche Abbauprozesse erst im alternden Kot vor sich gehen.

Bei den in organischen Lösungsmitteln und in Essigsäure unlöslichen, braunen Farbstoffen im Kot und in den Imagines von *E. atropunctata* dürfte es sich um Melanin und dessen Abbauprodukte handeln, welche als dunkle Rosetten auskristallisieren.

2.4. Zucker in den Blättern und im Kot

2.4.1. Gesamtzuckergehalt

Nachdem die augenfälligen Farbstoffe des Kotes der beiden Zikadenarten untersucht wurden, ist es von Interesse zu wissen, ob auch die Zucker einen grossen Anteil der frischen Exkremente bilden, wie das für andere Pflanzensauger, Blattläuse und Schildläuse mit dem sprichwörtlich süssen Honigtau der Fall ist. Der Kot der Zikaden trocknet rasch und ist nicht klebrig. Wir erwarten einen eher kleinen Zuckergehalt im Kot. Stärke ist im Kot nicht vorhanden. Bei der Gesamtzuckerbestimmung mit Anthron werden einfache Zucker, Oligosaccharide und Zuckerphosphate erfasst.

In den Blättern von *Vicia faba* lassen sich auf diese Weise 1-8 mg (7 Messungen) Glucose-Einheiten pro Gramm Frischgewicht ermitteln. Zum Vergleich der Konzentrationen sind Glucoselösungen verwendet worden. Wird der wässrige Extrakt zuerst durch Ionenaustauschersäulen gereinigt, so sind nur noch 0.1 mg Glucose-Einheiten pro Gramm frische Blätter festzustellen (vgl. Methoden Kapitel 8). Die Schwankungen im Zuckergehalt sind abhängig von den Umweltbedingungen, bei denen die Pflanzen gewachsen sind und ihrem Alter. Ehrhardt gab 1962 den Zuckergehalt des Phloemsafes von *Vicia faba* mit 5.8 % an. Wenn man annimmt, dass das Frischgewicht der Blätter zu ca. 60 % aus Zellsaft besteht, so erhöht sich der von uns gemessene Zuckergehalt auf ungefähr 0.2 - 1.3 %. Die phloemsaugenden Aphiden nehmen also bedeutend grössere Zuckermengen auf als die Parenchymsauger.

Im Kot von *E. decipiens* sind 2.9 - 3.6 µg Glucose-Einheiten pro Imago und Tag enthalten. Nach der aeroben Oxydationsgleichung liefert 1 mg Glucose 3.75 cal. Die pro *E. decipiens* und Tag ausgeschiedene totale Zuckermenge würde daher 0.011 - 0.014 cal entsprechen.

E. atropunctata hat in ihrem Kot 1.9 - 5.5 Glucose-Einheiten pro Imago und Tag, was 0.007 - 0.021 cal entspricht.

Betrachten wir zum Vergleich die zur Atmung benötigten Kalorien und die aufgenommenen, welche aus dem

unverdaut ausgeschiedenen Chlorophyll berechnet wurden (vgl. Kapitel 2.2.2., Figur 14), so liegt die im totalen Zuckergehalt des Kotes eingeschlossene Kalorienzahl bei 10 - 17 % (*E. decipiens*) respektive 5.6 - 17 % (*E. atropunctata*) der Nahrungsaufnahme.

2.4.2. Zuckeranalyse

Folgende Zucker lassen sich dünnschichtchromatographisch einwandfrei trennen und mit dem Anilindiphenylamin-Reagens sichtbar machen: Rhamnose, Xylose, Arabinose, Fructose, Glucose, Galactose, Saccharose, Lactose (Stahl 1967), Maltose, Melezitose, Raffinose (Adachi 1965), das heisst allgemein Aldohexosen, Ketohexosen, Aldopentosen, Tetrosen, Glyzerinaldehyd, Glucuronsäuren und Glyoxal (Bancher et al. 1964).

Aus den Reihen der oben aufgezählten Zucker konnte ich als einzigen niederen Zucker im Kot und im Blatt von *Vicia faba* Saccharose nachweisen. Die Fleckengrösse deutet auf etwa 2 mg Saccharose pro Gramm frische Blätter. Andere Zucker müssten, falls sie vorhanden sind, in kleineren Konzentrationen als 10 µg/g FG auftreten.

Im Kot sind 0.8 µg Saccharose pro Tier und Tag für *E. decipiens* und 1 µg Saccharose pro Tier und Tag für *E. atropunctata* festzustellen. Von den genannten anderen Zuckern habe ich keinen in einer Menge von mindestens 0.1 µg pro Tier und Tag finden können.

Um abzuklären, ob im Kot Trehalose, der Blutzucker der Insekten, vorhanden sei, wurden Papierchromatogramme mit Perjodat-Permanganatlösung entwickelt. Es zeigten sich nur die schon erwähnten Konzentrationen von Saccharose. Weder Glucose, Fructose, Maltose noch Trehalose waren im Kot oder im Ackerbohnenblatt nachzuweisen.

2.4.3. Diskussion

Die Typhlocybinen, zu denen *E. decipiens* und *E. atropunctata* gehören, beherbergen im Gegensatz zu anderen Zikadenfamilien keine Darmsymbionten (Sorauer 1956). Da der Test auf Trehalose für Kot und Blätter negativ ausfiel, müssen wir annehmen, dass die Zikaden die Trehalose selber auf- und abbauen, wobei keine Trehalose ausgeschieden wird.

Die Werte des Gesamtzuckergehaltes im Kot und in den Blättern schwanken. Sie sind durchwegs höher als der

Gehalt an Saccharose, welcher mittels Chromatographie gefunden wurde. Die in kleinen Mengen vorkommenden Zucker oder Zuckerphosphate, sowie im Kot eventuell nicht reduzierende Oligosaccharide, welche chromatographisch nicht erfasst werden, sind verantwortlich für die grösseren Werte der Gesamtzuckerbestimmung mit Anthron.

Das Enzymspektrum der Verdauungsorgane von *E. decipiens* und *E. atropunctata* ist bisher nicht untersucht worden. Wir dürfen annehmen, dass die Enzyme genetisch fixiert sind, wobei auch jahreszeitliche Änderungen, z.B. bei Wirtspflanzenwechsel, vorkommen. Ueber Enzyme im Speichel ist erst recht nichts bekannt, gelang es doch bis anhin noch nicht, anatomisch Speicheldrüsen zu identifizieren bei *E. decipiens* und *E. atropunctata*. Nuorteva fand 1954 in den Speicheldrüsen und im Verdauungstrakt von *Empoasca flavescens* keine Amylase. Das ist für *E. flavescens* als Phloemsauger verständlich. Saxena dagegen schrieb 1954, in den Verdauungsorganen von *Empoasca kerri* und *Empoasca devastans* kämen Amylase, Maltase, Invertase, bei *Empoasca devastans* auch noch Lipase vor. Diese letztgenannten Arten sind Mesophyllsauger, unter anderem an *Solanum tuberosum*, und stehen somit unseren *E. decipiens* und *E. atropunctata* näher. Wahrscheinlich besitzen *E. decipiens* und *E. atropunctata* auch eine Invertase. Das Enzym spaltet aber nicht alle aufgenommene Saccharose, denn die nicht gebrauchte Saccharose wird als solche ausgeschieden.

2.5. Aminosäurenanalysen von Kot und Blättern

2.5.1. Einleitung

Das Absorptionsspektrum von Kot-Eluaten der Zikaden weist auf das Vorkommen aromatischer Aminosäuren hin. Als T.E. Mittler 1958 im Honigtau von *Tuberolachnus salignus* viele Aminosäuren entdeckte, schloss er daraus, dass bedeutend mehr Pflanzensaft in die Blattläuse fliesse, als jene benötigten. Da der Stickstoffgehalt in Blättern gering ist, bildet er für viele Insekten einen Minimumfaktor. Für Weidenpflanzen schwankt er zum Beispiel im Phloemsaft von 0.03 - 0.2 % (Mittler 1958). Besonders einige für die Pflanzensauger essentielle Aminosäuren kommen in den Pflanzen nur spurenweise

vor. Sie müssen, wenn nicht die Entwicklung der Insekten verlangsamt wird, von den Tieren selber synthetisiert werden oder von Darmsymbionten, welche in den Homopteren ausser unseren Typhlocybinen vorkommen. Die Konzentration der Aminosäuren spielt oft in der Reaktionskette bei der Wirtspflanzenwahl eine Rolle. Van Emden schreibt 1972, dass zum Beispiel die Blattlaus *Myzus persicae* auf Glutamin, Asparagin, Methionin und Leucin mit der relativen Wachstumsrate positiv reagiert, auf Prolin, Tyrosin und γ -Aminobuttersäure dagegen negativ. Düngung mit $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ verursacht bei den Aphiden verschiedene Reaktionen. *Brevicoryne brassicae* und *Myzus persicae* beispielsweise vermehren sich auf gedüngtem Rosenkohl besser, vermutlich wegen des höheren N-Gehaltes in der Nahrung.

Nicht immer ist der Stickstoff für das Insekt auch verwertbar. So fressen die Larven der Wintermotte (*Operophtera brumata*) an Eichen nur im Frühjahr, wenn der Tanningehalt erst 0.19 % des Blatt-Trockengewichtes beträgt. Im Juni-September steigt der Gerbstoffgehalt auf 5 % an, und das Tannin bildet Komplexe mit den Proteinen. Schon 1 % Tannin reduziert das Larvenwachstum erheblich (Feeney 1970).

Die Menge der verwendbaren Aminosäuren aus den Proteinen der Wirtspflanze ist ausserdem von den Proteasen abhängig, welche dem Insekt zur Verfügung stehen. Bei Phloemsaugern erwarten wir kaum Proteasen, denn der Phloemsaft enthält genügend freie Aminosäuren. Ehrhardt (1962) stellte bei *Megoura viciae* zwar eine Di- und eine Polypeptidase aber erwartungsgemäss keine Proteinase fest. Saxena (1954) fand im Verdauungstrakt der Mesophyllsauger *Empoasca kerri* und *Empoasca devastans* alkalische Proteinase und Polypeptidase. Nuorteva (1954) wies im Verdauungstrakt einiger Individuen der phloemsaugenden Zikadenart *Empoasca flavescens* eine Protease mit dem Wirkungsbereich von pH 5.4 - 7.0 nach, welcher auch Papain, der häufigen pflanzlichen Protease eigen ist. 1956 untersuchte Nuorteva die Speicheldrüsen von sieben Zikadenarten verschiedener Gattungen auf Proteasen. Leider ist noch nicht bekannt, ob die beiden Arten, welche positiv reagierten, Phloem- oder Mesophyllsauger sind.

Die Enzyme müssen nicht immer vom Insekt selber synthetisiert sein. *Plesiocoris rugicollis* Fall. (Capsi-

dae) nahm zum Beispiel die pflanzliche Protease Papain mit der Nahrung auf und zeigte nachher eine positive Enzymreaktion im Speichel, der in freilebenden Tieren keine Protease enthielt. Ebenso gut wie ein Tabakmosaikvirus von gewissen Pflanzensaugern übertragen wird und dafür den Weg durch das Mitteldarmepithel in die Hämolymphe und bis in die Speicheldrüsen zurücklegen muss, könnte auch ein Enzym, dessen Molekulargewicht noch kleiner ist, dahin gelangen (Nuorteva 1954).

Proteasen sind manchmal nicht in allen Lebensphasen eines Insektes aktiv. Bei *Miris dolobratius* beobachtete Nuorteva (1958) nur im Speichel erwachsener Weibchen Proteasenaktivität. Die Getreidewanze enthielt erst Proteasen, als sie von Blatt- auf Körnerfutter wechselte. Kumar (1970) testete die Speicheldrüsen von vier Capsidenarten: es traten im 5. Larvenstadium von *Helopeltis corbisieri* und *Bryocoropsis laticollis* erstmals Proteasen auf, wobei der unterschiedliche pH-Bereich auf verschiedene Enzyme hinwies.

2.5.2. Ergebnisse der Analysen und Diskussion

Es ist von ernährungsphysiologischem Interesse, welche Aminosäuren im Blatt von *Vicia faba* und im Kot von *E. decipiens* und *E. atropunctata* vorkommen.

Dass dünnschichtchromatographisch (vgl. Methoden Kapitel 9) einige Aminosäuren nicht eindeutig (Tabelle 8 (+)) identifiziert werden konnten, hat folgende Ursachen: teils sind sie in sehr kleinen Mengen vorhanden und werden deshalb von stärker vertretenen Aminosäuren überdeckt, teils schwanken gerade im Kot die Mengen der weniger häufigen Aminosäuren.

Um bei einigen Unsicherheiten Klarheit zu schaffen, trennte ich die Extrakte auf Chromatographiepapier in der einen Dimension mittels Hochspannungselektrophorese auf, in der zweiten im Propanol als Laufmittel (Figuren 16-18). Auf diese Art wurden die Flecken alle schön getrennt. Schwache Punkte sind gestrichelt, unbekannte mit u1-u8 angedeutet, mit Ninhydrin gelbfärbte punktiert. Die Figuren 16-18 zeigen, dass u1 (violett), u2 (bläulich) und u3 (gelb) in Ackerbohnenblättern und im Kot beider Zikaden vorkommen, u4 (gelb) nur in den Exkrementen, u5 (gelb) nur im Blatt von *Vicia faba* und im Kot von *E. decipiens*, u6 (gelb), u7 und u8 (beide violett) gibt es allein in Ackerbohnenblättern.

Tabelle 8

Aminosäuren im Kot und in den Ackerbohnenblättern

Aminosäuren	Vicia DC	Vicia HE	E. dec. Kot DC	E. dec. Kot HE	E. atro. Kot DC	E. atro. Kot HE	Vicia Phloem Ehrhardt
γ-Aminobutters.	+	-	+	-	(+)	-	+
Alanin	+	+	+	+	(+)	+	+
β-Alanin	-	-	-	-	-	-	+
Arginin	+	+	(+)	+	+	+	+
Asparaginsäure	+	+	+	+	+	+	+
Asparagin	+	+	+	+	+	+	+
Glutaminsäure	+	+	+	+	+	+	+
Glutamin	+	+	+	+	+	+	+
Glycin	+	+	+	+	(+)	+	+
Histidin	(+)	+	(+)	+	(+)	+	-
Isoleucin							
Leucin)	+	+	+	+	-	+	+
Lysin	+	+	+	+	(+)	+	+
Methionin	+	-	(+)	-	-	-	+
Phenylalanin	+	+	+	+	(+)	+	+
Prolin	(+)	+	(+)	+	(+)	-	+
Serin	+	+	+	+	+	+	+
Threonin	(+)	-	(+)	-	(+)	-	+
Tryptophan	+	+	(+)	+	-	(+)	-
Tyrosin	+	(+)	+	+	-	+	+
Valin	+	+	(+)	+	+	+	+

Legende

Vicia : wässriger Aminosäurenextrakt aus Blättern von Vicia faba

E. dec. Kot: wässriger Extrakt aus dem Kot von E. decipiens resp. E. atropunctata
E. atro.

DC : mittels Dünnschichtchromatographie identifizierte Aminosäuren

HE : in der ersten Dimension mit Hochspannungselektrophorese, in der zweiten im Propanol getrennte Aminosäuren

Vicia Phloem von Ehrhardt (1962) papierchromatographisch getrennte Aminosäuren des
Ehrhardt : Phloemsaftes von Vicia faba

+

: identifizierte Aminosäure

-

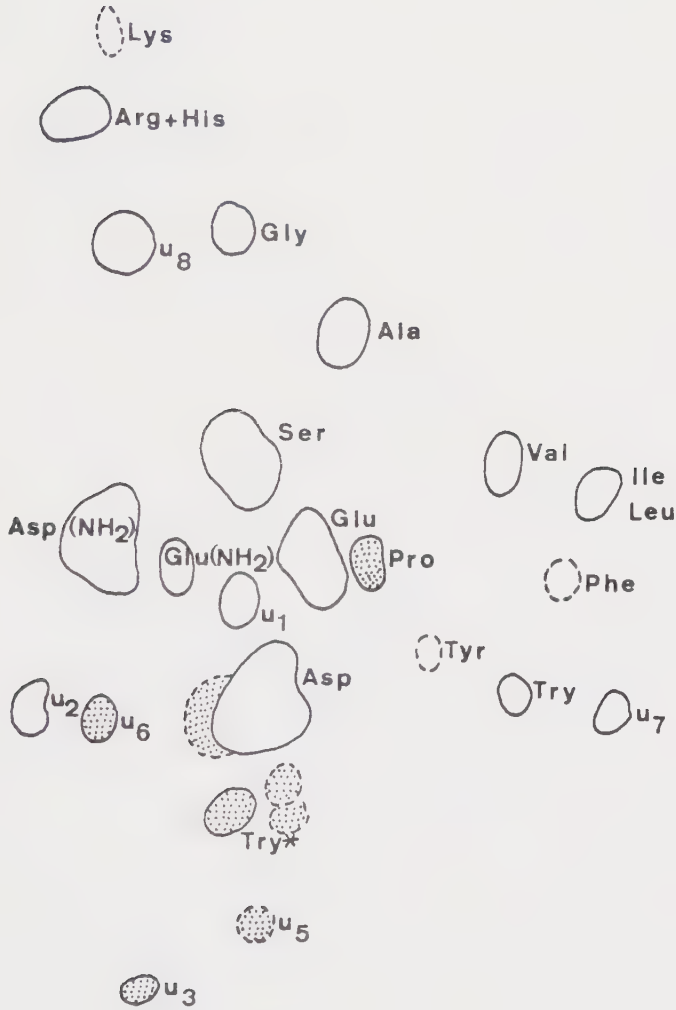
: nicht identifizierte Aminosäure

(+)

: nicht eindeutig identifizierte Aminosäure, wobei ihr Vorkommen nicht ausgeschlossen ist.

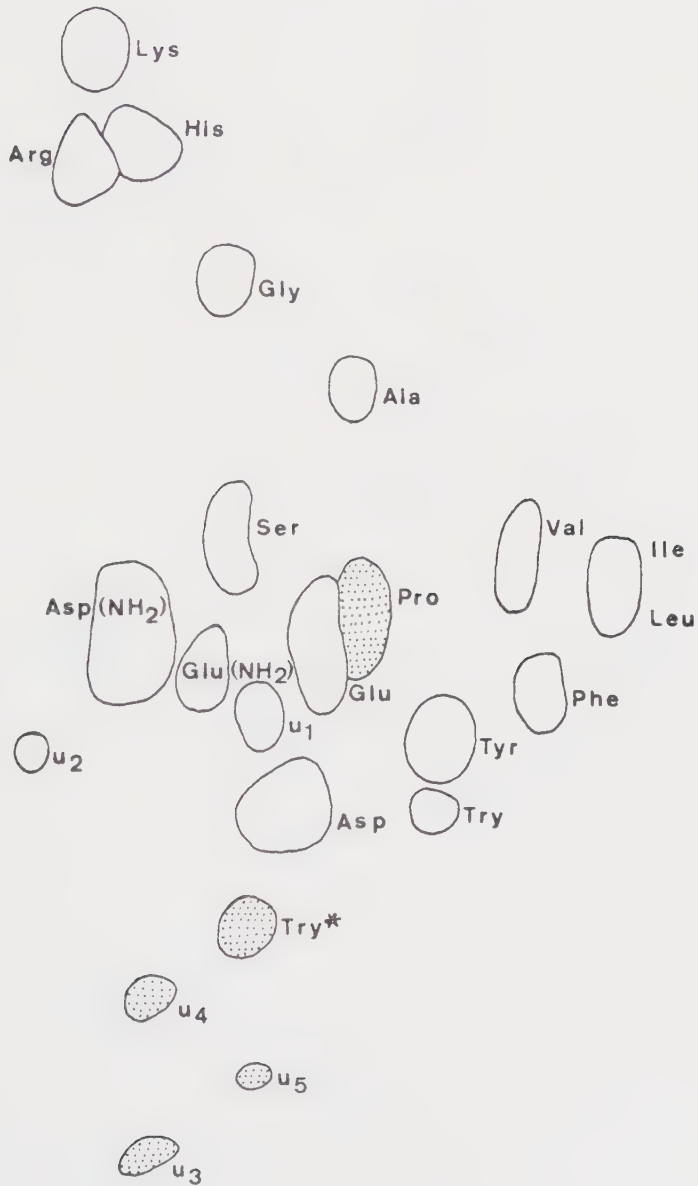
Figur 16

50 mg Blätter von *Vicia faba*
2 Std. 1700 V/108 mA
21 Std. Propanol
0.5 % Ninhydrin in Aceton



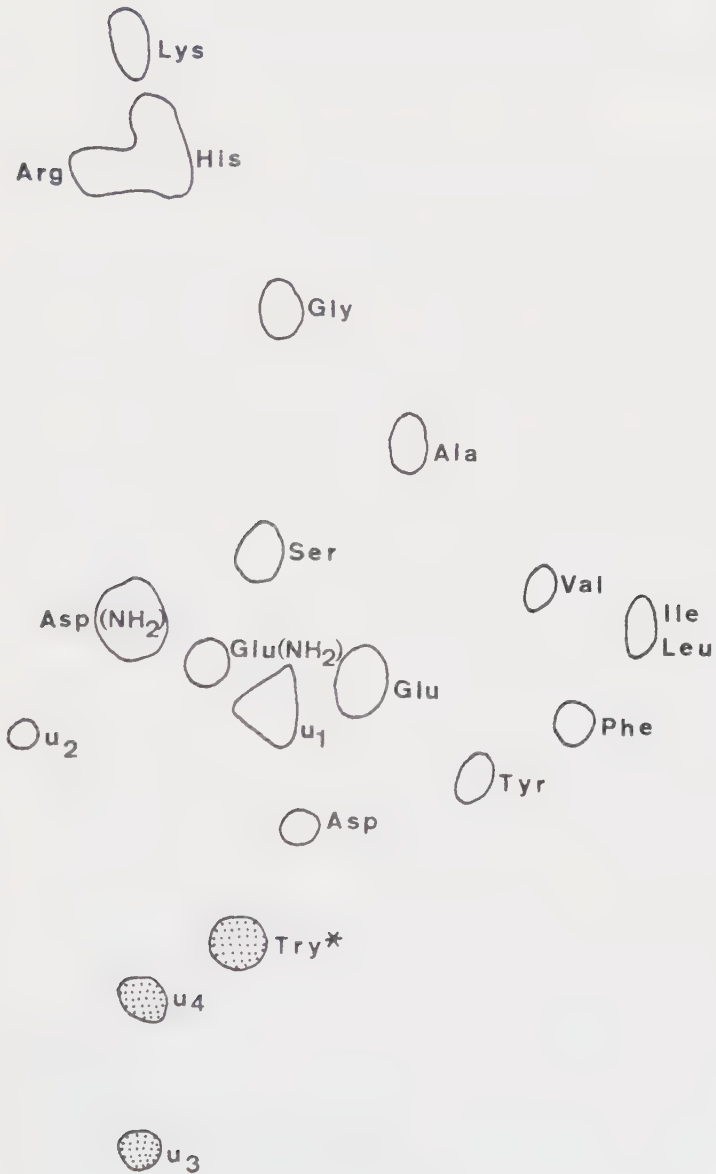
Figur 17

8 *Empoasca decipiens* . Tag
2 Std. 2000 V/110 mA
21 Std. Propanol
0.5 % Ninhydrin in Aceton



Figur 18

15 Eupteryx atropunctata • Tag
2 Std. 1900 V/115 mA
21 Std. Propanol
0.5 % Ninhydrin in Aceton



Ueber das in der Dünnschichtchromatographie nicht eindeutige Vorhandensein von Cystin, Histidin und Arginin entscheidet die Elektrophorese: Cystin fehlt überall, Histidin und Arginin kommen in beiden Extrakten sowie im Blatt von *Vicia faba* vor, Prolin dagegen fehlt im Kot von *E. atropunctata*. Methionin, das von beiden Zikadenarten nicht ausgeschieden wird, zählt zu den essentiellen Aminosäuren, welche in der pflanzlichen Nahrung nur in kleinen Mengen vorkommen. Threonin, Tryptophan und Cystin scheinen auch zu dieser Gruppe zu gehören.

Im Gegensatz zu Ehrhardt zeigen meine Chromatogramme deutlich Tryptophan in den Ackerbohnenblättern (und im Kot von *E. decipiens*). In *Vicia faba* kommen zudem drei Spaltprodukte von Tryptophan vor, im Kot von *E. decipiens* nur noch eines (in Abb. Tryptophan*). Aus dem Kot von *E. atropunctata* ist allein das Abbauprodukt Tryptophan* auf dem Chromatogramm nachweisbar. Histidin ist ebenfalls in *Vicia faba* und im Kot von *E. decipiens* und *E. atropunctata* anzutreffen und muss also von unseren Zikaden nicht selber synthetisiert werden, wie es Ehrhardt für die Aphiden vermutete. Bei *Vicia faba* und im Kot von *E. decipiens* glaubte ich γ -Aminobuttersäure gefunden zu haben, was sich jedoch mit der zweiten chromatographischen Methode nicht bestätigte. Ehrhardt zählte auch β -Alanin zu den Aminosäuren des Phloemsaftes, ich konnte dagegen in den Blättern kein β -Alanin identifizieren. Der schwach gelbe Hof um den Asparaginfleck beim Blattextrakt dürfte wie Tryptophan* ein Abbauprodukt sein. u4 (gelb) ist die einzige Substanz, welche nur im Kot, nicht aber auf dem Chromatogramm der Blätter von *Vicia faba* auftritt. Auch u4 könnte ein Spaltprodukt sein.

Aufbauend auf die Zusammensetzung von Pflanzensaft und Honigtau suchen verschiedene Forscher schon jahrelang nach den besten künstlichen Nährmedien hauptsächlich für Aphiden. Die Nahrung wird meist als Tropfen zwischen zwei Parafilmhäuten angeboten. Das Verhältnis der einzelnen Aminosäurenquantitäten, des Zuckers, des Cholesterols, der anorganischen Salze und des pH-Wertes bestimmt die Ueberlebenskurve der künstlich gefütterten Tiere. Bei einigen Arten spielen auch noch andere Faktoren wie sekundäre Pflanzenstoffe oder die Oberflächenbeschaffenheit der Membran eine Rolle. Mittler und Dadd haben schon 1963 eine recht gute Nährlösung für *Myzus persi-*

cae ausgetestet, Auclair und Cartier (1969) für *Acyrtosiphon pisum*. Die Nährlösung D von Mittler und Dadd (1965) enthält neben den von mir in *Vicia faba* festgestellten Aminosäuren (ausser γ -Aminobuttersäure) $MgCl_2 \cdot 6H_2O$ und KH_2PO_4 auf pH 6.8 eingestellt, Spuren von 10 Vitaminen, Cholesterol und 15 % Saccharose. *E. decipiens* und *E. atropunctata* lebten in meinen Versuchen auf dieser Nährlösung sogar weniger lang als ohne Futter. Ob zum Beispiel die hohe Konzentration der Saccharose abschreckend wirkte, oder ob ein Stimulans fehlte respektive zuviel war, ja sogar eine Konzentration toxisch wirkte, liess sich nicht entscheiden. Die Nahrungsaufnahme und -verwertung der Zikaden ist doch zu verschieden von derjenigen der Aphiden, als dass ein Nährmedium für Blattläuse hätte übernommen werden können.

2.6. Vergleich mit den Ausscheidungen anderer Homopteren

2.6.1. Aminosäuren im Kot

Der Kot von *E. decipiens* und *E. atropunctata* unterscheidet sich äusserlich von demjenigen der Blatt- und Schildläuse indem er gefärbt, trocken und nicht klebrig ist (Kapitel 2.3.). Bei den Unterschieden in der Aminosäurezusammensetzung (Tabelle 9) muss man daran denken, dass der Gehalt an freien Aminosäuren in den Pflanzen beträchtlich schwanken kann, zum Beispiel je nach Jahreszeit und Ernährungszustand. Eine in der Nahrung in nur geringer Konzentration vorkommende essentielle Aminosäure ist im Kot nicht zu erwarten. Zu den für die phytophagen Insekten als Minimumfaktoren wirkenden Aminosäuren gehören (vgl. Tabelle 9) die basischen: Lysin, Arginin, Histidin; die aromatischen: Tyrosin, Tryptophan, Phenylalanin und die Aminosäuren mit Sulfongruppen: Cystin, Cystein, Cysteinsäure und Methionin. Wenn auch noch andere Aminosäuren in den Kotanalysen fehlen (Prolin bei *E. atropunctata* und *Tuberolachnus*, bei letzterem ebenso Glycin, Alanin bei *Acyrtosiphon*, γ -Aminobuttersäure und Leucin/Isoleucin bei *Pseudococcus*), so mag das auf Schwierigkeiten bei der Identifikation, tatsächlich geringstes Vorkommen in der Pflanze und im Insekt oder Abbau im Pflanzensauger, zurückzuführen sein.

Dihydroxyphenylalanin und Oxyprolin, die Abkömmlinge von Phenylalanin und Prolin, wurden nur in wenigen Fällen festgestellt. Homoserin ist zwar kein Proteinbaustein, kann aber bei der Bildung von Cystein entstehen (Richter 1969) und wird zur Synthese von Methionin, Threonin und Isoleucin gebraucht. β -Alanin bildet mit Pantoinsäure zusammen Pantothensäure, die als Vitamin der B-Gruppe den Tieren von aussen zukommen muss wie auch andere Vitamine. Vier Autoren haben sämtliche Aminosäuren des Kotes auch in den Wirtspflanzen teilen identifiziert. Unerwartet sind die je fünf Aminosäuren, die im Kot von Megoura respektive Pseudococcus, nicht aber im Pflanzenextrakt, vorkommen. Diese Aminosäuren könnten im Pflanzensaft im Vergleich zu anderen in geringeren Konzentrationen vorhanden sein als im Kot und deshalb nicht entdeckt worden sein. Im Kot wären sie dann selektiv angereichert, da sie weniger stark abgebaut wurden, oder es waren Darmsymbionten an der Synthese dieser Aminosäuren beteiligt.

Die freien Aminosäuren in der Pflanze wirken nicht nur anziehend oder abweisend auf die Blattsauger, sie können auch toxisch sein. Die toxischen Aminosäuren aus Lathyrusarten sind besonders gut untersucht (Bell 1972), weil nemologische Krankheiten bei Menschen und Haustieren auftreten, wenn die Nahrung viel Lathyrussamen enthält. ω -Homoarginin beispielsweise ist nur toxisch für Mikroorganismen, ω -Amino- γ -oxalylaminobuttersäure auch für Säugetiere. Allein in der Familie der Leguminosen hat Bell etwa 60 ungewöhnliche Aminosäuren isoliert. Manche haben vielleicht nur die Funktion einer N-Reserve wie zum Beispiel Canavanin, welches während der Keimung verschwindet, andere geben der Pflanze einen selektiven Schutz, weil sie laut Bell (1972) auf Mikroorganismen, Insekten und auch konkurrierende Pflanzen toxisch wirken.

2.6.2. Kohlehydrate im Kot

E. decipiens und *E. atropunctata* scheiden nur unverdaute Saccharose aus. Die erwähnten Schild- und Blattläuse haben auch Fructose und Glucose im Kot (Tabelle 10). Im Darm und Speichel von *Megoura viciae* tritt eine starke α -Glucosidaseaktivität auf (Ehrhardt 1962), deshalb wird im Kot vom allein aufgenommenen Rohrzucker nur Glucose und Fructose abgegeben. Lamb (1959) hat nur wenig Saccharose in der Pflanze und im Kot gefunden,

Tabelle 9

Kotanalyse von adulten Homopteren : Aminosäuren

Autor	Koblet	Ehrhardt	Lamb	Schäller	Auclair	Mittler	Gray
Wirtspflanze	Vicia faba	Vicia faba	Brassica nepo-brassica	Malus spec.	Pisum sativum	Salix spec.	Citrus aurantius
Insekt	E.dec. E.atro	Megoura viciae	Brevicoryne brassicae	Aphis pomi	Acyrtosiphon pisum	Tuberosiphon salignus	Pseudococcus brevipes
Pflanzenanalyse	Methionin nur in Pflanze	5 As. nicht im Phloemsaft	Alle As. im Pflanzensaft	-	Konz. im Presssaft 10x höher	Alle As. im Pfl.-saft	5 As. nicht in Pfl., dafür 2 andere
γ -Aminobutters.	(+)	+	(+)	+	+	+	-
Alanin	+	+	+	+	-	+	+
β-Alanin	-	+	(+)	-	-	-	-
Arginin	+	+	+	-	+	-	-
Asparaginsäure	+	+	+	+	+	+	+
Asparagin	+	+	+	+	+	+	+
Cystin	(+)	+	(+)	+	-	-	+
Cysteinsäure	-	+	+	+	-	-	+
Dihydroxyphenylalanin	-	-	+	-	-	-	-
Glutaminsäure	+	+	+	+	+	+	+
Glutamin	+	+	+	+	+	+	+
Glycin	+	+	+	+	+	-	+
Histidin	+	+	(+)	+	-	-	+
Homoserin	-	-	-	+	+	-	-
Isoleucin	+	+	+	+	+	+	-
Leucin	+	+	+	+	+	+	-
Lysin	+	+	+	+	-	-	-
Methionin	-	+	+	+	+	-	-
Oxyprolin	-	+	-	+	-	-	-
Phenylalanin	+	+	(+)	+	+	+	+
Prolin	dec + atro -	+	+	+	+	-	+
Serin	+	+	+	+	+	+	+
Threonin	(+)	+	+	+	+	+	+
Tryptophan	(+)	+	-	+	-	-	+
Tyrosin	+	+	(+)	+	+	-	+
Valin	+	+	+	+	+	+	+

Tabelle 10

Kotanalyse von adulten Homopteren : Kohlehydrate

Autor	Koblet	Ehrhardt	Lamb	Mittler	Gray
Saccharose	+	-	(+)	+	+
Glucose	-	+	+	+	+
Fructose	-	+	+	+	+
andere Zucker	-	Trehalose Fructomaltose + Ananasse loge	-	Melezitose	Gluc-1-phosphat, (Maltose)
Pflanze	nur Sa	nur Sa	Glu, Fru, Sa (Raffinose)	nur Sa	-

weil der Rohrzucker bei der Reinigung durch stark saure und stark basische Ionenaustauscher zu Glucose und Fructose hydrolysiert wird. Saccharose ist für die Blattläuse ein Phagostimulans und zwar für *Myzus persicae* am stärksten in einer Konzentration von 18 % (Mittler 1963).

Ebenso, wie im Kot von *Megoura viciae* nicht resorbierte Enzyme zu finden sind, tritt auch Trehalose, der Blutzucker der Insekten, darin auf. Das Vorkommen von Oligosacchariden wie Fructomaltose und Melezitose im Kot erklärt man sich durch die Aktivität von Darmsymbionten. Hinde beschreibt 1971 einen Symbiontentyp ähnlich den Rickettsien im Mycetom der Blattläuse *Brevicoryne brassicae*, *Myzus persicae* und *Macrosiphum rosae*.

IV. Schlussbetrachtungen

Makro- und mikroskopische Beobachtungen einerseits, die physiologischen Untersuchungen andererseits, ergaben ein deutliches Bild der Biologie der beiden Kleinzikaden *Empoasca decipiens* und *Eupteryx atropunctata*.

Nach ersten Eindrücken könnten beide Zikadenarten als Parenchym-sauger bezeichnet werden. Helle Saugstellen an den Blättern, jedoch kein Einrollen, Gelbwerden, Welken, Verfärben der Blattadern und Blattrandddürre ("Hopperburn"), das heisst Merkmale von Leitbündelschäden, bestätigen diese Ansicht. *E. atropunctata* zeigte im Verlauf der Arbeit durchwegs das Verhalten und die Eigenschaften eines Parenchymsaugers. Für *E. decipiens* schien dies zweifelhaft, als ich feststellte, dass sie auch im Stengelkäfig gut leben konnte. Die Saccharose im Kot von *E. decipiens* wies auf ein Saugen im Phloem hin, welches viel Saccharose enthält. Das Chlorophyll im Kot von *E. decipiens*, welche an Ackerbohnenblättern lebten, bewies jedoch, dass auch diese Zikadenart hauptsächlich im Parenchym der Blätter ihre Nahrung holte, denn die Leitbündel enthalten kein Chlorophyll, und die ausgeschiedene Menge entsprach dem zum Leben nötigen Anteil Zellinhalt. Stengelschnitte zeigten erst Einstiche bis ins Phloem, wenn das Leitbündel in Reichweite der Maxillen lag. *E. decipiens* kann sich nicht nur vom Blattparenchym ernähren, sondern auch von den Geweben des Stengels. Sie sticht ins Phloem, ohne aber wie typische Phloemsauger die Siebröhren allein auszusuchen. *E. decipiens* ist demnach weniger spezialisiert als *E. atropunctata*, die am Stengel stirbt.

Da gewisse Gruppen von Blattsaugern noch wenig untersucht sind, neigt man bisweilen zu Verallgemeinerungen. Deshalb habe ich meine Ergebnisse zu möglichst vielen entsprechenden Arbeiten aus der Literatur in Beziehung gesetzt. Oft sind gemeinsame Prinzipien in verschiedenen systematischen Gruppen oder sogar artspezifisch stark abgewandelt, zum Beispiel die Abgabe von Speichel. Die unterschiedliche Verwertung der gleichen Nahrung führt bei *E. decipiens* und *E. atropunctata* zur verschiedenen Zusammensetzung des Kotes.

Die Ernährungs- und Lebensgewohnheiten mancher Zikaden sind noch nicht erforscht. Einige Arten könnten nach den hier eingeführten physiologischen Kriterien (Einstichmechanismus, Zusammensetzung des Kotes bei gleicher Nahrung) besser taxiert werden.

Nach welchen Gesichtspunkten die Wirtspflanzenwahl vor sich geht, ist für viele Homopteren noch unbekannt. Sie könnte für die Pflanzenzüchtung und den Pflanzenschutz entscheidende Bedeutung erlangen.

V. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit versucht die beiden Kleinzikadenarten (Typhlocybinen), *Empoasca decipiens* und *Eupteryx atropunctata*, zu charakterisieren: Lebensweise, Nahrungsaufnahme, Energiebedarf, Schadwirkung, was sie von einander und von anderen Pflanzensaugern unterscheidet sowie die Wechselwirkungen zwischen Wirtspflanze (in meinen Experimenten *Vicia faba*) und Insekt.

E. decipiens und *E. atropunctata* erzeugen auf den Blättern von *Vicia faba* je ein typisches Muster weisser Flecken. Sie bevorzugen die Blattunterseite und zerstören Schwamm- und Palisadenparenchym, während die grösseren Blattrippen intakt bleiben. Im Querschnitt befallener Blätter sehen wir eingedrückte, plasmolysierte und leere Zellen. Es fallen braun verfärbte Reste von koaguliertem Zellinhalt auf, körnig strukturiertes Protoplasma und mit Safranin rot anfärbbare Speichelspuren. Auch Chloroplasten und Zellkerne werden aufgenommen, wahrscheinlich im Maxillarkanal zerrieben.

Die Kleinzikaden stechen rasch, mit Druck, intrazellulär ein. Die beiden ziemlich starren Mandibeln (Länge 620 μ) sind an den Spitzen gezähnt, stechen nicht tief und dienen als Verankerung. Die Maxillen (Länge 800 μ), Durchmesser 7.7 μ , durch Rippen und Rillen miteinander verbunden, bilden im Innern einen Speichel- und einen Nahrungskanal. Sie sind beschränkt gegeneinander verschiebbar und biegsam.

Es ist heute bekannt, dass die Speichelscheiden vom Insekt allein, ohne Beteiligung der Pflanze, gebildet werden. Der Präkursor ist ein Lipoproteid, welches zum Erstarren gebracht wird. Daneben existiert flüssiger Speichel, der Enzyme und Metaboliten enthalten kann. Bei den unzusammenhängenden Speichelspuren von *E. decipiens* und *E. atropunctata* handelt es sich wahrscheinlich nur um sparsam ausgeschiedenen, flüssigen Speichel. Ein Versuch mit *Myzus persicae* zeigt dagegen deutliche, gewundene, interzelluläre Speichelscheiden.

Auf den Stengel begrenzt stirbt *E. atropunctata* innerhalb weniger Stunden, sie ist ein typischer Parenchymsauger. *E. decipiens* kann für Generationen am Stengel leben. Sie sticht zuerst ins Rindenparenchym, und wenn dieses durch den Befall genügend zusammengefallen ist, reichen die Maxillen bis in Phloem. Jetzt gibt sie auch mehr Speichel ab, die typischen Erscheinungen, welche Phloemsauger an der Pflanze hervorrufen, fehlen jedoch, denn bei *E. decipiens* bleibt das Leitgewebe funktionsfähig.

Erste Einstichspuren lassen sich mit Nadelstichen imitieren. Mit steigender Befallszeit treten im Stengel zuerst zerdrückte Zellen

auf, dann zerstreut rot anfärbbare Zellwände und Spuren flüssigen Speichels, welcher sich zwischen den Zellen ausbreitet, später vergrößerte Zellkerne, Übergrosse Zellen und solche mit bräunlichem Inhalt. Nach 12-18 Tagen Saugzeit (2 Tiere/1 cm Stengel) bilden sich zwischen dem nicht mehr richtig organisierten Pflanzengewebe eigentliche Speichelkanäle. Das Kambium liefert dünnwandige Kalluszellen in die durch kollabierte Zellen entstehenden Lücken.

E. atropunctata legt ihre Eier in grosse Blattrippen oder Blattstiele; *E. decipiens* in Blattstiele oder in den Stengel. Die Pflanze füllt den entstandenen Hohlraum mit lockerem Gewebe aus. Braunrot (Safranin-Fastgreen-Färbung) verfärbte Zellen bedeuten, dass bei der Eiablage ein Sekret abgegeben wird.

Der Speichel bei Pflanzensaugern, die Wirtspflanzenwahl und die Koevolution von Pflanzen und Insekten wird anhand von Beispielen aus der Literatur diskutiert.

Die Aminosäurenmuster des Blattextraktes und des Kotes von *E. decipiens* respektive *E. atropunctata* sind weitgehend identisch. Nur Prolin und Tryptophan konnten im Kot von *E. atropunctata* nicht nachgewiesen werden. Methionin fehlt im Kot beider Zikaden. Es treten noch einige nicht identifizierte Flecken in den Chromatogrammen auf.

Der Zuckergehalt im Blattextrakt beträgt je nach Umweltbedingungen und Alter der Pflanze 1-8 mg Glucose-Einheiten/Gramm FG. Im Kot von *E. decipiens* sind 2.9-3.6 µg Glucose-Einheiten/Tier Tag, in demjenigen von *E. atropunctata* 1.9-5.5 µg. Das sind 5.6-17 % der Nahrungsaufnahme. Als einziger Zucker von mehr als 10 µg/g FG kommt im Blattextrakt Saccharose vor. Auch im Kot ist nur Saccharose mit mehr als 0.1 µg/Tier Tag vorhanden, keine Stärke. Die Zusammensetzung des Kotes wird mit der Verwertung der Nahrung durch Enzyme und der Herstellung künstlicher Nährlösungen in Beziehung gebracht, verglichen mit Analysen von Ausscheidungen anderer Homopteren (Literatur).

Alle Blattfarbstoffe treten im Kot von *E. decipiens* in derselben Zusammensetzung auf wie im Blatt. Im Kot von *E. atropunctata* dagegen erscheinen Abbauprodukte. Da der Kot von *E. decipiens* basisch, derjenige von *E. atropunctata* sauer reagiert, dürfte bei letzterer ein Abbau im sauren Milieu stattgefunden haben.

Rückschlüsse vom unverdaut ausgeschiedenen Chlorophyll auf die Menge des aufgenommenen Zellinhaltes ergeben pro *E. decipiens* und Tag abzüglich des ausgeschiedenen Zuckers durchschnittlich 0.09 cal. Die nach dem O₂-Verbrauch einer *E. decipiens* pro Tag gebrauchte Energie beträgt übereinstimmend 0.08 cal. Beim Einstich werden jedoch weit mehr als die ausgesogenen Zellen zerstört. Der Verlust der Acker-

bohne pro Kleinzikade und Tag liegt um das Zehnfache höher, im Mittel bei 1 cal. *E. atropunctata* ist etwa 0.69 mg schwer (*E. decipiens* nur 0.55 mg) und verbraucht pro Imago und Tag nach der Atmungsrate berechnet 0.12 cal.

Summary

In the present paper we have attempted to characterize two species of leafhoppers (Typhlocybinae) *Empoasca decipiens* and *Eupteryx atropunctata* with regard to life cycle, food-intake, energy requirements and detrimental effects to the host plant. We have considered differences between the two species as well as interactions between the host plant, *Vicia faba*, and the insects.

E. decipiens and *E. atropunctata* each produce a typical pattern of white spots on the leaves of *Vicia faba*. They prefer the abaxial surface of the leaves, destroying the spongy and palisade parenchyma, while leaving the larger leaf ribs intact. In cross sections of attacked leaves we found squashed, plasmolysed and empty cells. Especially conspicuous were the brown discoloured remains of coagulated cell contents, protoplasm with a grainy structure, and traces of saliva, which stained red with safranin. Chloroplasts and nuclei are also ingested, probably being ground in the food-canal.

Leafhoppers probe quickly, with pressure, into the cells themselves. The two mandibular stylets (620 μ long) are rather rigid and barbed at the apex. They do not pierce deeply and serve as anchors. The maxillary stylets (800 μ long, 7.7 μ diameter) are connected together by ribs and grooves, forming salivary- and food-canals to the inside. They are flexible to a limited extent, and can be displaced relative to each other.

The stylet sheaths are known to be formed by the insect alone, without participation of the plant. The precursor is a lipoprotein which is then coagulated. A liquid saliva is also present, and may contain enzymes and metabolites. The saliva of the two species studied here seems to be solely liquid and is only secreted in small quantities, thus being seen only as non-coherent traces in prepared sections. An investigation of *Myzus persicae*,

on the contrary, showed distinct, twisted, intercellular stylet sheaths.

When restricted to the stem, *E. atropunctata*, a typical mesophyll feeder, dies within a few hours. *E. decipiens*, on the other hand, is able to live for generations on the stem. It first pierces into the cortex parenchyma until it is sufficiently collapsed, and then into the phloem with additional saliva being secreted. The conducting strands of the plant attacked by *E. decipiens* remain intact, and the typical phenomena caused by phloem feeders are wanting.

The first marks of insect puncture can be imitated by pricking with a needle. Subsequently, crushed cells are found in the stem, then cell walls which can be stained red appear sporadically, liquid saliva spreads between the cells, and, later on, enlarged nuclei, huge cells, and the cells with brownish contents become visible. After 12-18 days' sucking (two insects/cm stem) real salivary canals are formed between areas of disorganised plant tissue. The cambium supplies thin-walled callus cells to the gaps between collapsed cells.

E. atropunctata lays its eggs in large leaf ribs or petioles, and *E. decipiens* in petioles or the stems. The plant fills up the hollow spaces formed with loose tissue. The cells colour brown-red with safranin, indicating that a liquid is secreted when eggs are laid.

The literature on the saliva of sap-sucking insects, the choice of host plants, and the co-evolution of plants and insects is discussed.

The amino-acid patterns of leaf extracts and excrement of *E. decipiens* and *E. atropunctata* are identical, except that proline and tryptophan could not be found in the excrement of *E. atropunctata*, while methionine is lacking in the excrement of both species. Some unidentified spots were present in the chromatograms.

The sugar content of leaf extracts is from 1-8 mg glucose equivalents/g fresh wt, varying with external conditions and plant age. In the excrement of *E. decipiens* we found 2.9 - 3.6 μ g glucose equivalents/animal and day; in that of *E. atropunctata* 1.9 - 5.5 μ g. This amounts to 5.6 - 17 % of ingested food. The only sugar found in leaf extracts at more than 10 μ g/g fresh wt is saccharose. In the excrement too, only saccharose was present at more than 0.1 μ g/animal and day. Starch could not be detected. The composition of the excrement was related to the utilisation of food by enzymes and to the production of artificial nutrient solutions, and then compared with the results of analyses of excrement of other

Homoptera in the literature.

In the excrement of *E. decipiens* all leaf pigments are present in the same composition as in the leaves. In the excrement of *E. atropunctata*, on the contrary, break-down products appear. The excrement of *E. decipiens* is alkaline, and that of *E. atropunctata* acid. Thus it seems that break-down in the latter species has taken place under acid conditions.

Using excreted, undigested chlorophyll as an estimate of the quantity of ingested cell content, the average daily intake of energy (allowing for the excreted sugar) would be 0.09 cal./single *E. decipiens*. Energy used per day, estimated on the basis of oxygen consumption, amounts correspondingly to 0.08 cal. The puncturing process, however, destroys far more cells than merely the exhausted ones. Energy losses of the field bean are about ten times this amount, averaging 1 cal. / leafhopper / day. *E. atropunctata* weighs about 0.69 mg (*E. decipiens* 0.55 mg) and consumes 0.12 cal. / adult / day, as calculated from the respiration rate.

Dank

Diese Arbeit ist unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. Wanner, Vorsteher des Institutes für Allgemeine Botanik der Universität Zürich, entstanden. Für die Ueberlassung des vielseitigen Themas in einem Grenzgebiet von Botanik und Entomologie und das aufbauende Interesse am Fortschreiten der Arbeit, möchte ich meinem verehrten Lehrer herzlich danken. Auch Frau Prof. Dr. D. Rast danke ich für ihre Aufmerksamkeit. Herrn Dr. W. Egger bin ich für wertvolle Hinweise und Photos 2 und 3 zu Dank verpflichtet.

Zahlreichen weiteren Personen möchte ich herzlich danken. Meine Eltern und mein Mann unterstützten mich stets liebevoll. Aus den reinen Zikadenzuchten meiner Mutter durfte ich Tiere und die notwendigen Ratschläge zum Aufbau einer eigenen Zucht beziehen. Herr Dr. W. Meier, Eidgenössische Forschungsanstalt für Landwirtschaftlichen Pflanzenbau, Zürich-Reckenholz, bestimmte *Myzus persicae*. Herr Prof. Dr. P.S. Chen und seine Assistenten ermöglichten mir die Auftrennung der Aminosäuren mittels Hochspannungselektrophorese. Mein Schwiegervater und Herr Dr. G. Michalenko übersetzten die Zusammenfassung ins Englische. Frau B. Mühlemann besorgte die Reinschrift des Manuskriptes. Herr Prof. Dr. H. Burla hat die Arbeit als Zoologe begutachtet.

Ihnen allen, sowie den hier nicht namentlich erwähnten Personen, die auf irgend eine Weise zum Fortschritt der Arbeit beitrugen, vor allem auch den Kollegen und Mitarbeitern im Botanischen Institut, sei hier bestens gedankt.

VI. Literaturverzeichnis

- Adachi, S.: Thin-layer chromatography of carbohydrates in the presence of bisulfite. *J. Chromatography* 17, 295-299 (1965).
- Andrzejewska, L.: Estimation of the effects of feeding of the sucking insect *Cicadella viridis* L. (Hom. Auch.) on plants. Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Petruszewicz, K., ed., Warszawa 1967.
- Auclair, J.L.: Honey dew excretion in the Pea Aphid, *Acyrtosiphon pisum* Harr. (Hom. Aphidae). *J. Ins. Physiol.* 2, 330-337 (1958).
- Auclair, J.L., Cartier, J.J.: Pea Aphid: Rearing on a chemically defined diet. *Science* 142, 1068-1069 (1963).
- Auclair, J.L.: Nutrition of plant-sucking insects on chemically defined diets. *Entomologia exp. appl.* 12, 623-641 (1969).
- Bancher, E. et al.: Dünnschichtchromatographie der Kohlehydrate. *Microchim. Acta*, 1043-1051 (1964).
- Beck, S.D.: Resistance of plants to insects. *Ann. Rev. Entomology* 10, 205-232 (1965).
- Bell, E.A.: Toxic aminoacids in the leguminosae. *Phytochemical Ecology*. Harborne, J.B., ed., Acad. Press, London - New York 1972.
- Bruinsma, J.: The quantitative analysis of chlorophylls a and b in plant extracts. *Phytochem. Phytobiol.* 2, 241-249 (1963).
- Burck, H.C.: *Histologische Technik*. G. Thieme, Stuttgart 1969.
- Büsgen, M.: *Der Honigtau*. Biologische Studien an Pflanzen und Pflanzenläusen. *Jena Zeitschr. Naturwiss.* 25, 340-428 (1891).
- Cheadle, V.J.E. et al.: A staining combination for phloem and contiguous tissues. *Stain Technology* 28 (2), 49-53 (1953).
- Chen, Pei Shen: A comparative study of the oxygen consumption in the three lethal mutants *ltr*, *lgl* and *lme* of *Drosophila melanogaster*. *Z. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* 84, 38-70 (1951).

- Cook, A.R., Bielenski, R.L.: Fractionation of plant extracts by thin-layer electrophoretic and chromatographic procedures. *Anal. Biochem.* 28, 428-435 (1969).
- Cummins, K.W., Wuycheck, J.C.: Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Internat. Verein. theoretische und angew. Limnologie; Mitt.* 18, 1-159 (1971).
- Davidson, J.: Biological studies of *Aphis rumicis* L. The penetration of plant tissues and the source of the food supply of *Aphis*. *Ann. appl. Biol.* 10 (1), 35-56 (1922).
- Day, M.F. et al.: Observations on the feeding of the virus vector *Orosius argentatus* (Evans) and comparisons with certain other Jassids. *Australian J. sci. Res. Ser. B; Biol. Sci.* 5 (1), 128-142 (1952).
- Ehrhardt, P.: Untersuchungen zur Stoffwechselphysiologie von *Megoura viciae* Buckt., einer phloemsaugenden Aphide. *Z. vergleichende Physiol.* 46, 169-211 (1962).
- Van Emden, H.F.: Aphids as Phytochemists. *Phytochemical ecology*. Harborne, J.B. ed., Acad. Press, London - New York (1972).
- Van Emden, H.F.: Host plants in the population dynamics of insects. *Symposium Royal Entomological Soc.* 6: Insect-Plant Relationship. Blackwell Sci. publ. Oxford (1973).
- Feder, N., O'Brien, P.P.: Plant microtechnique: Some principles and new methods. *Amer. J. Bot.* 55 (1), 132-142 (1968).
- Feeney, P.P.: Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a course of spring feeding by wintermoths caterpillars. *Ecology* 51, 565-581 (1970).
- Fife, J.M., Frampton, V.L.: The pH gradient extending from the phloem into the parenchyma of the sugar beet and its relation to the feeding behavior of *Eutettix tenellus*. *J. agric. Res. Washington* 53 (8), 581-593 (1936).
- Forbes, A.R., Raine, J.: The stylets of the six-spotted leafhopper *Macrosteles fascifrons* (Hom. Cic.). *Canad. Entomologist* 105, 559-567 (1973).
- Gerlach, D.: Botanische Mikrotechnik. Georg Thieme, Stuttgart 1969.
- Gray, R.: Composition of the honey dew excreted by pineapple mealybugs. *Science* 115, 129-133 (1952).
- Günthart, E. und H.: Schäden von Kleinzikaden, besonders von *Empoasca flavescens* F. an Reben in der Schweiz. *Schweiz. Z. Obst- und Weinbau* 103 (76), 602-610 (1967).

- Günthart, H.: Beitrag zur Kenntnis der Kleinzikaden (Typhlocybinæ, Hom., Auch.) der Schweiz. Mitt. Schweiz. Entomolog. Ges. 43 (3 u. 4), 218-224 (1971 a).
- Günthart, H.: Kleinzikaden (Typhlocybinæ) an Obstbäumen in der Schweiz. Schweiz. Z. Obst- und Weinbau 107, (80), 285-306 (1971 b).
- Günthart, H.: Beitrag zur Kenntnis der Kleinzikaden (Typhlocybinæ, Hom., Auch.) der Schweiz. 1. Ergänzung. Mitt. Schweiz. Entomolog. Ges. 1/2 (1974).
- Hager, A., Meyer-Bertenrath, T.: Die Isolierung und quantitative Bestimmung der Carotinoide und Chlorophylle von Blättern, Algen und isolierten Chloroplasten mit Hilfe dünnschicht-chromatographischer Methoden. Planta (Berl.) 69, 198-217 (1966).
- Hegi, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. 4, 3. Teil. G.F. Lehmann, München 1906.
- Henning, E.: Zum Probieren oder sogenannten Probesaugen der schwarzen Bohnenlaus (*Aphis fabae* Scop.). Entomologia exp. appl. 6, 326-336 (1963).
- Hinde, R.: The fine structure of the mycetone symbiontes of the aphids *Brevicoryne brassicae*, *Myzus persicae* and *Macrosiphum rosae*. J. Insect Physiol. 17, 2035-2050 (1971).
- Hollebone, J.E. et al.: The feeding of *Empoasca fabae* (Harris) on broad bean callus in tissue culture. Canad. Entomologist 98, 1259-1264 (1966).
- Joshida, T.: Digestion of chlorophyll in *Bombyx mori*. Bull. sericult. Exp. Sta. 14, 353-426 (1955).
- Keller, E.R.: Die Ackerbohne (*Vicia faba* L.) - eine vergessene Kulturpflanze mit Zukunftsaussichten? Schweiz. landwirtsch. Forsch. 13 (1/2), 287-300 (1974).
- Kennedy, J.S., Fosbrooke, J.H.M.: The plant in the life of the insect. Insect/Plant Relationship. Van Emden, H.F., ed. Blackwell Sci. publ., Oxford 1973.
- Kenneth, U., Clarke: Insects and temperature. Thermobiology. Rose, A.H., ed. Acad. Press, London - New York 1967.
- Kloft, W.: Wechselwirkungen zwischen pflanzensaugenden Insekten und den von ihnen besogenen Pflanzengeweben. Z. angew. Entomologie 46, 42-70 (1960).

- Kumar, R.: Occurrence of proteases in the salivary glands of co-coa-capsids. J. New York Entomological Soc. 78, 198-200 (1970).
- Lamb, K.P.: Composition of the honey dew of the aphid *Brevicoryne brassicae* L. feeding on sweetdes (*Brassica nepobrassica* D.C.). J. Insect Physiol. 3, 1-13 (1959).
- Linskens, H.F.: Papierchromatographie in der Botanik. Springer, Berlin - Heidelberg - New York 1959.
- Llewellyn, M.: The effects of the Lime Aphid, *Eucallipterus tiliae* L. (Aphidae) on the growth of the lime *tilia x vulgaris* Hayne. 1. Energy requirements of the aphid population. J. appl. Ecology 9 (1), 261-283 (1971).
- Major, R.T.: The ginkgo, the most ancient living tree. Science N.Y. 157, 1270-1273 (1967).
- Marek, J.: Wirkung von Aphidenstichen auf pflanzliche Zellen. Entomologia exp. appl. 4, 20-34 (1961).
- Mc Lean, D.L., Kinsey, M.G.: Identification of electrically recorded curve patterns associated with aphid salivation and ingestion. Nature 205, 1130-1131 (1965).
- Mc Lean, D.L., Kinsey, M.G.: Probing behaviour of the Pea Aphid, *Acyrtosiphon pisum*. II Comparisons of salivation and ingestion in host and non-host plant leaves. Ann. Entomological Soc. America 61 (3), 730-739 (1968).
- Mc Lean, D.L., Kinsey, M.G.: Probing behaviour of the Pea Aphid, *Acyrtosiphon pisum*. III Effect of temperature differences on certain probing activities. Ann. Ent. Soc. Am. 61 (4), 927-933 (1968).
- Mc Lean, D.L.: Probing behaviour of the Pea Aphid, *Acyrtosiphon pisum*. V Comparison of *Vicia faba*, *Pisum sativum* and a chemically defined diet as food sources. Ann. Ent. Soc. Am. 64 (2), 499-503 (1971).
- Mc Mullen, L.H., Atkins, M.D.: On the flight and host selection of the douglas-fir beetle, *Dendroctonus pseudotsugae* Hopk. (Coleoptera : Scolytidae). Can. Ent. 94, 1309-1325 (1962).
- Miles, P.W.: The salivary secretions of a plant-sucking bug, *Onco-peltus fasciatus* Dall. (Heteroptera : Lygaeidae). 1. The types of secretion and their roles during feeding. J. Insect Physiol. 3, 243-255 (1959).

- Miles, P.W.: Studies on the salivary physiology of plant bugs: The chemistry of formation of the sheath material. J. Insect Physiol. 10, 147-160 (1964).
- Miles, P.W.: Studies on the salivary physiology of plant bugs: The salivary secretions of aphids. J. Insect Physiol. 11, 1261-1268 (1965).
- Miles, P.W.: The physiological division of labour in the salivary glands of *Oncopeltus fasciatus* Dall. (Heteroptera : Lygaeidae). Australian J. Biol. Sci. 20, 785-797 (1967).
- Miles, P.W.: Studies on the salivary physiology of plant bugs: Experimental induction of galls. J. Insect Physiol. 14, 97-106 (1968).
- Miles, P.W.: Insect secretions in plants. Ann. Rev. Phytopathology 6, 137-164 (1968).
- Mittler, T.E.: Studies of the feeding and nutrition of *Tubero-lachnus salignus* (Gmelin). 1. The uptake of phloem sap. J. exp. Biol. 34 (3), 334-341 (1957).
- Mittler, T.E.: Studies of the feeding and nutrition of *Tubero-lachnus salignus* (Gmelin). 2. The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honey dew. J. exp. Biol. 35, 74-95 (1958).
- Mittler, T.E., Dadd, R.H.: Studies on the artificial feeding of the aphid *Myzus persicae* (Sulzer). 1. Relative uptake of water and sucrose solutions. 2. Relative survival, development and larviposition on different diets. J. Insect Physiol. 9, 623-645 and 741-757 (1963).
- Mittler, T.E., Dadd, R.H.: Differences in the probing responses of *Myzus persicae* (Sulzer) elicited by different feeding solutions behind a parafilm membrane. Ent. exp. appl. 8, 107-122 (1965).
- Mokrasch, L.C.: Analysis of hexophosphates and sugar mixtures with the authrone reagent. J. biol. Chem. 208, 55-59 (1954).
- Myrcha, A., Stejgwiłło, B.: Metabolism of the sucking insect *Cicadella viridis* L. (Hom., Auch.). Bull. Acad. Polonaise Sci. 18 (4), 197-199 (1970).
- Nast, J.: Paläarctic Auchenorrhyncha (Homoptera), an annotated check list. 550 pp. Polish scientific publishers, Warszawa 1972.

- Nuorteva, P.: Die Nahrungspflanzenwahl der Insekten im Lichte von Untersuchungen von Zikaden. Ann. Acad. Sci. Fennicae Ser. A. IV Biol. 19 (1952).
- Nuorteva, P.: On the significance of proteases and amylases in the life of *Empoasca flavescens* (F.) (Hom., Typhlocybinae). Ann. ent. fenn. 20 (2), 76-79 (1954).
- Nuorteva, P.: On the nature of the plant injuring salivary toxins of insects. Ann. ent. fenn. 21, 33-38 (1955).
- Nuorteva, P.: Notes on the anatomy of the salivary glands and on the occurrence of proteases in these organs in some leafhoppers (Hom., Auch.). Ann. ent. fenn. 22, 103-108 (1956).
- Nuorteva, P.: Studies on the effect of the salivary secretions of some Heteroptera and Homoptera on the plant growth. Developmental changes in the occurrence of the salivary proteases in *Miris dolabratus* L. (Hem. Miridae). Ann. ent. fenn. 22, 108-119 (1956).
- Nuorteva, P.: Die Rolle der Speichelsekrete im Wechselverhältnis zwischen Tier und Nahrungspflanze bei Homopteren und Heteropteren. Ent. exp. appl. 1, 41-49 (1958).
- Osbourne, D.J.: Mutual regulation of growth and development in plant and insects. Insect/Plant Relationship. Van Emden, H.F., ed. Blackwell Sci. Publ., Oxford 1973.
- Ossiannilsson, F.: Studier över de svenska potatisfältens insect-fauna och dess betydelse för spridning av virussjukdomar. I. Hemiptera, förekomst och utbredning. Statens växtskyddsanstalt Meddelande 39, Stockholm 1943.
- Pataki, G.: Dünnschichtchromatographie in der Aminosäure- und Peptid-Chemie. Walter de Gruyter, Berlin 1966.
- Petri, L.: Ueber die Wurzelfäule phylloxierter Weinstöcke. Z. Pflanzenkrankh. 19, 18-48 (1909).
- Pollard, D.G.: Stylet penetration and feeding damage of *Eupteryx melissae* (Curtis) (Cicadellidae) on sage. Bull. ent. res. 58, 55-71 (1968).
- Pollard, D.G.: Directional control of the stylets in phytophagous Hemiptera. Proc. Royal Ent. Soc. London (A) 44 (10-12), 173-185 (1969).
- Pollard, D.G.: The use of polyporus (Fungi) for the investigation of stylet behavior in the Hemiptera. Ent. exp. appl. 14, 283-296 (1971).

- Pollard, D.G.: Some aspects of plant penetration by *Myzus persicae* nymphs. Bull. ent. Res. 61, 315-324 (1971).
- Putmann, W.L.: The feeding of certain leafhoppers. Canadian Entomologist 73, 39-53 (1941).
- Raine, J., Forbes, A.R.: Mycoplasma-like bodies in the saliva of the leafhopper *Macrosteles fascifrons* (Stål) (Hom., Cicadellidae). Canad. J. Microbiol. 15, 1105-1107 (1969).
- Rawitscher, F.: Wohin stechen die Blattläuse? Z. Bot. 26, 145-168 (1933).
- Ribaut, H.: Faune de France 31: Homoptères Auchénorrhynques. P. Lechevalier et fils, Paris 1936/52.
- Richter, G.: Stoffwechselphysiologie der Pflanzen. G. Thieme, Stuttgart 1969.
- Roberts, F.M.: Studies of the feeding methods and penetration rates of *Myzus persicae*, *Myzus circumflexus* and *Macrosiphum* Gei. Ann. appl. Biol. 27, 348-358 (1940).
- Rothschild, M.: Secondary plant substances and warning colouration in insects. Symposia Royal Ent. Soc. London 6, Van Emden, H.F., ed. Blackwell Sci. publ. Oxford 1973.
- Rudzinska, M.A.: The influence of amount of food on the reproduction rate and longevity of a suctarian (*Tokophyra infusorium*). Science 113, 10-11 (1951).
- Saxena, K.N.: Feeding habits and physiology of digestion of certain leafhoppers, Homoptera : Jassidae. Experimentia 10, 383-384 (1954).
- Schäller, G.: Aminosäuren im Speichel und Honigtau der grünen Apfelblattlaus *Aphis pomi* Deg. (Homoptera). Ent. exp. appl. 4, 73-85 (1961).
- Schoonhoven, L.M.: Plant recognition by lepidopterous larvae. Insect/Plant Relationship. Van Emden, H.F., ed. Blackwell sci. publ., Oxford 1973.
- Schopfer, P.: Experimente zur Pflanzenphysiologie. Rombach Hochschule Paperback, Freiburg 1970.
- Šesták, Z. et al.: Plant photosynthetic production. Junk Publishers, The Hague 1971.
- Singh, J.P., Shukla, G.S.: A note on the pigment chlorophyll excreted by *Aulacophora foveicollis* Lucas (Coleoptera : Chrysomelidae). Zool. Beiträge 19 (1), 59-61 (1973).

- Smith, K.M.: Comparative study of the feeding methods of certain Hemiptera and the resulting effects upon plant tissue with special reference to the potato plant. *Ann. appl. Biol.* 13 (1), 109-139 (1926).
- Smith, F.F., Poos, F.W.: The feeding habits of some leafhoppers of the genus *Empoasca*. *J. agric. Res. Washington* 43 (3), 267-285 (1931).
- Smith, F.F.: The nature of the sheath material in the feeding punctures produced by the potato leafhopper and the threecorned Alfalfa hopper. *J. agric. Res. Washington* 47, 475-485 (1933).
- Sôgawa, K.: Studies on the salivary glands of the rice plant leafhoppers. V. Formation of the stylet sheath. *Jap. J. appl. Ent. Zool.* 15, 132-138 (1971).
- Sorauer, P.: *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*. Bd. V. Paul Parey, Berlin 1956.
- Southwood, T.R.E.: Insect/Plant Relationship - an evolutionary perspective. *Symposia Royal Ent. Soc. London* 6. Van Em-den, H.F., ed. Blackwell Sci. publ., Oxford 1973.
- Stahl, E.: *Dünnschichtchromatographie*. Springer, Berlin - Heidelberg - New York 1967, 2. Aufl.
- Strehler, B.L.: *Time, Cells and Aging*. Acad. Press, New York - London 1962.
- Thimann, K.V.: The auxins. The physiology of plant growth and development. Wilkins, M.B., ed. Mc Graw-Hill, London 1969.
- Thurston, R. et al.: Alkaloid secretion by trichomes of *Nicotiana* species and resistance to aphids. *Ent. exp. appl.* 9, 428-432 (1966).
- Vidano, C.: Alterazioni provocate da insetti in vitis osservate, sperimentate e comparate. *Pubbl.* 70 Centro Ent. alpina Torino 1963.
- Vidano, C.: Scoperta in Italia dello *Scaphoideus littoralis* Ball. *Cicalina americana* collegata alla "Flavescence dorée" della vite. *Italia Agricola* 101 (10), 1031-1049 (1964).
- Waldbauer, G.P.: The consumption, digestion and utilisation of solanaceous and non-solanaceous plants by larvae of the tobacco hornworm, *Protoparce sexta* (Johan.) (Lepidoptera: Sphingidae). *Ent. exp. appl.* 7, 253-269 (1964).

- Weber, H.: Biologie der Hemipteren. Biol. Studienbücher, Springer, Berlin 1930.
- Wiggelsworth, V.B.: The principles of insect physiology. Chapman and Hall, London 1972, 7. Aufl.
- Wintermans, J.F.G.M., De Mots, A.: Spectrophotometric characteristics of chlorophyll a and b and their pheophytins in ethanol. Biochem. Biophys. Acta 109, 448-453 (1965).
- Wintermans, J.F.G.M.: Comparative chlorophyll determinations by spectrophotometry of leaf extracts in different solvents. Photosynthetica 3, 112-119 (1969).
- Zweigelt, F.: Beiträge zur Kenntnis des Saugphänomens der Blattläuse und der Reaktionen der Pflanzenzellen. Zentralbl. Bakt. Abt. II 42, 265-335 (1915).

Curriculum vitae

Am 3. Mai 1946 wurde ich, Madeleine Silvia Koblet-Günthardt, als Bürgerin von Adliswil in Zürich geboren. Durch die Heirat mit Rudolf Koblet 1970 bin ich Bürgerin von Winterthur geworden.

1953-1959 besuchte ich die Primarschule in Dielsdorf ZH und anschliessend das Gymnasium der Töcherschule der Stadt Zürich. 1965 schloss ich mit der eidgenössischen Maturität Typus B ab und immatrikulierte mich an der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich zum Studium der Biologie und gleichzeitig am Konservatorium zum Musikstudium. 1970 bestand ich das Musiklehrerdiplom (Hauptfach Querflöte), nachdem ich bereits 1969 am Konservatorium auf demselben Instrument unterrichtete.

An der Universität legte ich Teilprüfungen in den Fächern Mathematik, organische Chemie und Zoologie ab. Die Arbeit an der vorliegenden Dissertation begann ich im Jahre 1971 unter der Leitung von Prof. Dr. H. Wanner. 1973-1974 war ich Kursassistentin am Institut für Allgemeine Botanik.

Während des Studiums besuchte ich die Vorlesungen und Uebungen bei folgenden Dozenten:

Mathematik	H.P. Rüst, B.L. von der Waerden
Chemie	A. Dreiding, H.C. Eugster, W. Ludwig, H. Schmid, M. Viscontini
Zoologie	G.T. Baker, H. Burla, P.S. Chen, E. Hadorn, E. Jungen-Hauschteck, H. Jungen, P. Tardent, V. Ziswiler
Entomologie (ETH)	P. Bovey, W. Sauter
Botanik	R. Bachofen, C.D.K. Cook, B. Eller, P. Endress, H.R. Hohl, R. Humbel, G. Joyet, F. Knüsel, A.J. Kostermans, F. Markgraf, R. Parish, P. Peisl, D. Rast, O. Rohweder, A. Rutishauser, H. Schächli, J. Schlittler, F. Steindl, B. Stüssi, E.A. Thomas, H. Wanner

